

# ACTA ACADEMIAE PAEDAGOGICAE AGRIENSIS

NOVA SERIES TOM. XXV.

SECTIO BIOLOGIAE



REDIGIT  
ANDRÁS VOJTKÓ, SÁNDOR DULAI



EGER, 2004

291.024

**AZ ESZTERHÁZY KÁROLY FŐISKOLA  
TUDOMÁNYOS KÖZLEMÉNYEI  
ÚJ SOROZAT XXV. KÖTET**

**TANULMÁNYOK  
A BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK  
KÖRÉBŐL**

R 17650

Eszterházy Károly Főiskola.  
Kutató



\* 146816\*

**SZERKESZTI  
VOJTKÓ ANDRÁS, DULAI SÁNDOR**

**EGER, 2004**



**ACTA  
ACADEMIAE PAEDAGOGICAE  
AGRIENSIS**

NOVA SERIES TOM. XXV.

SECTIO BIOLOGIAE

**Tanulmányok dr. Suba János  
75. születésnapjára**



REDIGIT

VOJTKÓ ANDRÁS–DULAI SÁNDOR

EGER, 2004

ESZTERHÁZY KÁROLY FŐISKOLA
KÖNYVTÁRA - EGER
Könyv: 297.024



## SUBA JÁNOST KÖSZÖNTJÜK

**S. Wolcsánszky Erzsébet és Simon Tibor**

*EKF Növényteni Tanszéke, ELTE Növényrendszertani  
és Ökológiai Tanszéke*

Akik ismerik, vallják, hogy Suba János tiszteletre méltó ember. Igazi sokoldalú tanár egyéniség, kiváló és eredményes botanikus kutató, aki mindig mindenkihez segítőkész és kollégáihoz, tanítványaihoz, kortársaihoz mindig egyformán kedves, halk szavú, szelíd jóbarát.

Élete évtizedek óta egybeforrt az egri főiskola Növényteni Tanszékével, amelynek meghatározó oktatója, több ízben vezetője, laboratóriumi és terep-kutatója. Szeretett szakmáit, a növényfiziológiát, a flóra- és vegetációkutatást magas színvonalon végezte. Ezért tudott e témakörökben kiváló előadásokat tartani, amelyekkel megragadta hallgatói figyelmét. Tanítványai ma is emlékeznek a tartalmas órákra, gyakorlatokra, tanulmányi kirándulásokra és a közös munkára, amelyek során a tanszéken számtalan – értékes eredményeket tartalmazó – diploma, dolgozat s ezek egy részéből tudományos közlemény is született. Tanítványaira nagy hatással volt. Megismertette és megszerettette velük a botanikát, annak több ágát, kutatásának módszertanát. Tanítványai közül később néhányan munkatársai, utódai lettek.

Széles körű érdeklődése, felkészültsége szinte egyedülálló a szakmában. Ilyen szintű enciklopédikus botanikai tudással a felsőoktatásban működők közül ma hazánkban kevesen rendelkeznek (pl. még ilyen a debreceni Pólya László).

Kutatásaiban a moszatoktól, a zuzmókon és mohákon át az edényes növényekig mindenhol volt figyelmet érdemlő témája. Megismerte és tanulmányozta őket a terepen, mint a flóra és a vegetáció alkotóit, aztán akár a laboratóriumban, akár a terepen vizsgálta ökológiai, társulási jellemzőiket, élettani tulajdonságaikat.

A hazai ökofiziológia egyik úttörője. A főiskola tanszékén igen nagy fáradtsággal jól felszerelt műszeres laboratóriumot alakított ki. Több virágos és virágtalan növény élettani és ökológiai mutatóit műszeres vizsgálatokkal rendszeresen tanulmányozta. Ezeket terepen végzett mérésekkel is kiegészítette.

szítette. Az általa vezetett csapat úttörő vizsgálatai közül néhányat érdemes megemlíteni. Így pl. a bükkös állományokban végzett műszeres méréseket, amelyekkel bükk- és tölgyerdei fajok fotoszintetikus aktivitását mérték, és összehasonlítva az adatokat megállapították, hogy a bükkösben 5%-kal nagyobb a produktivitás értéke, az adatok ingása a bükkösben kicsi (2–4-szeres), a tölgyesben jóval nagyobb (18-szoros).

Bükk- és sziklagyepállományok moháinál, zuzmóinál mérve azok fotoszintetikus aktivitását, megállapították, hogy a sziklagyepben alacsonyabb a fajok fotoszintetikus aktivitásnak átlaga, és az adatok ingadozása nagyobb. Ezen belül a zuzmók fotoszintetikus aktivitása nagyságrenddel alacsonyabb volt. Azt is megállapíthatták, hogy a mohák a virágos növényekéhez hasonló fotoszintetikus intenzitással rendelkeznek, míg a zuzmóké mintegy ötször alacsonyabb szinten áll. Kiemelkedő eredményük volt, hogy a bükkfa levélfelületének egy négyzetmétere a vegetációs időszakban 490 g széndioxidot köt meg.

Jelentős eredményekkel jártak a bükkös erdei fajok (16) szabad aminosav termelésének megismerésére irányuló vizsgálatok, amelyben annak 1 órás fotoszintetikus fixálás alatt képződött mennyiségeit mérték. Kimutatták pl. – többek között – az optimálisan produkáló fajokat (erdei szélfű, erdei hajperje, szagos müge), s azt, hogy ezen belül a termelődő aminosavak közül az alanin és a threonin mennyiségei kiemelkedően nagyok. Eredményeik számos értékes közleményben láttak napvilágot.

Nagyszerű dolog, hogy munkássága az általa nagyon jól ismert és rendszeresen bejárt Bükk hegységre és szélesebb környezetére, annak jórészt természetközeli vagy természetes élőhelyeire, növénytársulásaira, flórájára vonatkozik. Rendszeresen járta, kutatta e területet, amelynek szinte minden termőhelyét jól ismerte. Mindezt sok közös terepbejárás, tanulmányút személyes tapasztalatai alapján mondhatjuk.

A flórákutató. A változatos és szép flóráról a 1980-as évek eleje óta publikált értékes közleményeket. Munkatársaival fedezték fel a DNy-i Bükkben a Csákpilis-csoport sokféle természeti értékeit. Így pl. a ma védett melegkori reliktum henye boroszlán (*Daphne cneorum*) gazdag populációit, az olasz tölgyet, amely gypeszintjében az endémikus magyar nyúl farkfűvel alkot társulást (*Sesleria hungaricae* – *Quercetum virgilianae*). Feltárták és jellemezték a rigópohár (*Cypripedium calceolus*) lelő- és termőhelyeit. Az egyik legritkább hazai növény, a közép-európai–balti areájú magas istác (*Armeria elongata*) bükki megtalálását is Suba Jánosnak köszönhetjük. Ezeknek az értékes fajoknak a populációiról részletes ponttérképeket készítettek (pl. a Nagymezőn), amelyek elősegítik e ritkaságok megőrzését.

Alapvető ökológiai feltáró munkájuk a Tarkő-háti bükkös „öserdőben” is. Megállapították, hogy a flórákép, a cönológiai viszonyok, az anyagforgalom jellege, az állomány fiziognómiája (több korosztály, kiemelkedő óriás fák)

mind arra utalnak, hogy a hegyvidéken valóban egyedülálló „őserdő karakterű” bükkösállománnyal állunk szemben, amelynek fenntartása természetvédelmi érdek. Kimutatták, hogy ehhez aktív természetvédelmi beavatkozásra van szükség (pl. véderdő-gyűrű telepítésére, a turistaútvonal áthelyezésére, a közeli faszénégető megszüntetésére) és folyamatos tudományos megfigyelésre, amelyek együttese biztosíthatja a kívánatos fennmaradást.

Sokrétű terepmunkája végződött természetvédelmi kezelési javaslatokkal. Tanítványait is beoltotta a természet szeretete mellett a természetvédelmi szemlélettel, cselekvőkészséggel.

Az BNP-t bemutató első, Sándor András szerkesztette kötetben (1983) szemléletesen írta le a Bükk növényvilágát. Közleményeikre a 2002-ben megjelent új és nagyon szép, sokoldalú mű, „A Bükki Nemzeti Park, hegyek, erdők, emberek” (szerk. Baráz Csaba) is hivatkozik.

De a Bükk flórájáról és növénytársulásairól összegyűlt gazdag ismereteit önálló kötetben: „A Bükk növényvilága” címmel (2002, Mezőgazda Kiadó) egyéni elgondolásban dolgozta fel. E szép kiállítású kötet mind a szakemberek, mind az érdeklődő nagyközönség számára élvezetes, olvasmányos anyag a Bükk gazdag és változatos növényvilágának jellemzőiről. Ezeket 21 növénytársulásba csoportosítva mutatja be. Így képet nyerhetünk a fontosabb – köztük néhány egyedülálló – növénytársulásokról és a bennük élő leggyakoribb, szembetűnő fajokról. Utóbbiak rendszertani besorolásáról, botanikai tulajdonságairól, elterjedéséről, fiziológiai és genetikai sajátosságairól, ipari, gyógyászati, kertészeti jelentőségükről, a mondavilághoz fűződő kapcsolataikról, természetvédelmi értékükről. Összesen 382 faj fentiek szerinti részletezése szerepel a munkában, amelyet a szerző eredeti, nagyon szép színes fotói hoznak hozzánk közelebb. Bár e fajok a teljes bükki flóra (szerencsére már ilyen is van, lásd: Less N., Schmotzer A., Vojtkó A. 2001!) csupán kisebb, de jelentős részét adják, ahhoz elegendők, hogy képet alkothassunk a flóra szépségéről, gazdagságáról, hogy fel- és megismerhessük e szépségeket, természeti értékeket, s ezen keresztül megszeressük és védjük azokat.

Dolgozatai, könyve és egyéb publikációi, közreműködései, az általa irányított témák, kutatások szakanyagai (beleértve a számos diplomadolgozatot), az egész térség botanikai ismeretét alapozzák, gazdagítják. Eredményei segítették a Bükki Nemzeti Park kialakítását, a fokozottan védett területek körülhatárolását. Jó néhány esetben (pl. bélkői flóramentés, Csákpilis feltárása és védelmének kiharcolása, a *Cypripedium* termőhelyek védelme) kiemelkedően fontos gyakorlati természetvédelmi tevékenységet is végzett munkatársaival, együttműködve a BNP és más hasonló célú intézmények szakembereivel.

E méltató sorokat írva megjelenik előttünk fiatalos alkata, rendkívüli szerény, finom érzékenységgű egyénisége. Tiszteletet ébresztett odaadó nagy munkabírása. Nem érdekelték az elismerő kitüntetések, a fokozatok (bár

mindegyikben részesült), az anyagi előnyök. Mindig a háttérben maradt, miközben mindenki tudta, Ő a közösség igazi támasza, „húzóembere”, a jó munkahelyi légkör alakítója.

Sem az ünnepelt, sem az ünneplők nem feledhetik azonban, hogy e gazdag és eredményes életutat az irigylésre méltóan kiegyensúlyozott, szép családi háttér kísérte.

Egy elkötelezett élet, nagyjából egyirányú, de széles körben végzett munkásság öröme élteti végzőjét s mindnyájunkat: a botanikusok és természetszerető emberek, szakemberek széles körét, – akik nagyra értékeljük mindezt: Egységesen mondhatjuk: köszönjük, János, ezt az életet kitöltő eredményes és szép tevékenységet, s kívánjuk, hogy ne hagyj abba, hiszen még sok rejtett érték van több évtizeden át felgyűlt tudásodban.

## János bácsi 75 éves

**Takács Béla**

*Tömörd*

A Jó Isten éltesse sokáig!

Engem, mint volt tanítványát visszaemlékezésre késztet ez az évforduló.

Suba tanár urat a hatvanas évek elején ismertem meg az egri Tanárképző Főiskolán mint biológia szakos hallgató. Akkor még nagyon fiatal, halk szavú, szolid, a diákokhoz jóindulatú tanár, növényélettant oktatott.

Őszintén megmondva engem a növényélettan, de a botanika többi területe sem érdekelt különösebben. Ekkor – a mai kifejezéssel élve – a „lila ködevőség”, a semmitmondó filozófia (egzisztencializmus) véget nem érő vitái foglalkoztattak.

Akkor az volt a „trendi” a lázadó ifjúságnak a dogmatikus hülyeség ellen. Ennek ellenére becsületesen tanultam, és a vizsgáimat elég jó eredménnyel letettem.

A főiskola elvégzése után elkerültem szülőföldemről, Egerből, majd egy évtized elmúltával családosan sikerült visszajönnöm.

Kapcsolatunk 1974-ben kezdett intenzívvé és barátsággá válni. Büszkén emlékszem arra, amikor letegezödtünk. Autóbuszon utaztunk, Te Salgótarjánba mentél tanároknak továbbképzést tartani, a szép virágokról diakepeket vetíteni, én szakfelügyelni Pétervásárára. Emlékszem, a buszon nagyon jól beszélgettünk.

Egyre gyakrabban hívtál és vettem részt „virág” túrákon. A Bükk egyre több szép táját ismertem meg gyönyörű virágaival együtt.

Most gondolkodom azon, és hihetetlennek tűnik, hogy 34 éves koromig csak egyszer – főiskolás terepgyakorlaton – voltam a Bükk-fennsíkon.

Ezeket a kirándulásokat döbbsentem rá arra, hogy lassan eltelik életem fele, és mit hagytam ki!

Emlékszem arra, hogy a Nagy-Egeden „mutattad be” a *Polygala major*-t, a *Phlomis tuberosa*-t, a legkedvesebb genuszom, az *Iris* nemzetség fajait: a *pumila*-t, a *graminea*-t, a *variegata*-t.

A Bikk-bércen az öreg böhönc – *Fagus sylvatica* – környékén az *Aconitum moldavicum*-ot, *Daphne mezereum*-ot.

A „megharapdált” Hór-völgyében láttam először a *Scopolia carniolica*-t és azt a pár szál Teleki-virágot, ami átvészelte a fanyűvők vandalizmusát.

János bácsi! Te ismertetted meg velem Szarvaskő gabbró-diabáz szikláin a reliktum nyúlfarkfüves társulást, a „szerény”, de csodálatos szépségű *Minuartia frutescens*-t a *Woodsia ilvensis*-t.

Felejtethetlen élményeim közé tartozik, amikor Ómassánál, a Jávor-hegy északi letörésén a *Seslerietum variae* gyeppen megtaláltuk a Boldogasszony papucs orchideát. Én itt láttam először az *Aquilegia vulgaris*-t, *Cirsium erisithales*-t, *Asplenium viride*-t, és a ritka *Corallorhiza trifida*-t. (Húsz évvel későbbi élményem a korallgyökérrel kapcsolatos, a Cohard bükkösében „kaszálni lehetett volna”, olyan tömegben virágzott.)

Szintén nagy élményem volt, amikor megmutattad a havasi ikravirágot az Ablakoskő-völgyében és annak egyik lapájában az *Allium victorialis*-t, a győzedelmes geymát.

Együtt fotóztuk a Leány-völgyben a hazánkban csak itt élő *Viola biflora*-t. Tőled kaptam kedvet a növényfotózásra. Javaslatodra vásároltam meg az első fotómasinámat, egy Praktica gépet. Együtt „fedeztük fel” a Galyakopaszán az *Armeria elongata*-t.

Később itt történt meg az a barbarság, ami „piszkosul” feldühített bennünket. Itt csak úgy – l’art pour l’art – ledózeroltak pár száz négyzetméternyi területet magas istáccal, epergyöngyikével, piros kígyószisszel együtt. Fellépésünk eredményezte Hubay Miklós botanikai felügyelő menesztését a BNP-ból, Miklós barátunk erdőmérnök letére mellénk állt.

Együtt találtuk meg a kemesnyei sziklákon a nyúlfarkfüves társulásokat. Itt láttam először *Draba lasiocarpa*-t.

Te ismertetted meg az orchideák közül Csákpilisen a *Cypripedium calceolus*-t, a Bálványon a *Traunsteinare globosa*-t, a Miklós-völgy felső részén az *Orchis tridentata*-t.

Szintén Te mutattad meg a Nagymezőn a *Gladiolus imbricatus*-t, a *Dracocephalum ruyschiana*-t, *Aconitum variegatum*-ot, az *Iris sibirica*-t és a Jávor-kúti ősfenyves mellett a *Lilium bulbiferum*-ot, a Bódva völgyében a *Fritillaria meleagris*-t.

Javaslatodra jelentkeztem és végeztem el a JATE-n a biológia szakot.

Te beszéltél rá, hogy foglalkozzam a gombákkal. Segítettél szakkönyvekkel és bemutattál Bohus Gábornak, Babosné Margitkának és Konecsni Pista bácsinak.

Kapcsolatunk révén ismerkedtem meg a XX. századi magyar botanika legnagyobb egyéniségeivel, élő legendáival: Zólyomi Bálint, Simon Tibor, Jakucs Pál, Fekete Gábor, Horánszky András tudósokkal.



Simon professzorral, Tibor bácsival a kapcsolatom szintén döntő jelentőségű volt. Nála doktoráltam, és támogatta a pályázatomat a szombathelyi BDTF-ra.

Általad ismerkedtem meg olyan kitűnő emberekkel, mint Simon Tiborné Pötyike néni, Sándor Bandi bácsi író, Horváth Ernő, a Savaria Múzeum volt paleobotanikusa, Tóth Sanyi bácsi a mikrogombák nagy tudósa, Fadgyas Kálmán a természetvédő erdőmérnök. Te mutattál be a nyolcvanas évek elején Csapody Pista bácsinak, akivel pár év múlva –, amikor Szombathelyre kerültem – barátok lettünk.

János bácsi, azt hiszem, Te voltál, aki először döbbsített rá a „csupasz majom” az ember, ördögi tevékenységére, az öngyilkos természetrombolásra!

Beszélgetéseink és terepjárásaink során tapasztaltak alapján lettem (voltam) harcos természetvédő. Úgy gondolom, hogy nem szerénytelenség azt mondanom, hogy döntő részünk volt Zólyomi Bálint segítségével a Csákpilis megmentésében. Óriási élmény volt, amikor együtt mutattuk be Dostál professzor által vezetett cseh természetvédőknek a Bükk hegység értékeit.

Örülök, hogy vezetésed alatt részt vehettem a Nagymező, Csákpilis, Esztramos, Bél-kő (megmentett rész) florisztikai, cönológiai munkálataiban.

Számomra nagy jelentőséggel bírt, hogy részt vehettem MAB-program keretében az Őserdő feldolgozásában. Siller Irénnel az Őserdő nagygombáit vizsgáltuk. Ebből írtuk a doktori disszertációnkat.

Emlékszem, több akkor elkeserítő, dühítő, ma kacagtató sztorinkra is. Egy a sok közül, az akkori időkre jellemzőkből: Smidt elvtárs, az MSZMP megyei másodtitkára protekciósan és kegyesen fogadott bennünket. Ott volt még Sándor András és Kárász Imre is. Smidt elvtársat a csákpilisi dolomit bánya felhagyása érdekében kerestük meg.

Emlékszem, hogy nagyon felkészülve, logikus, többoldalú érvekkel alátámasztva fejtettük ki, hogy miért kellene a Csákpilis lebányászását abba hagyni. Smidt elvtárs udvariasan meghallgatott bennünket, azután Hozzád fordulva a következőket mondta: „Úgy látom, hogy ti olyan szakemberek vagytok. Tudjátok, van a Galyatetőn egy hétvégi telkem. Kovács J. elvtárs mindig ad szép kis fenyőket, de mindig bedöglenek, elszáradnak. Mit javasoltok, mit csináljak velük?”

Az sem volt egy „utolsó sztorink”, amikor csiperketermesztéssel meg akartunk „gazdagodni”. (Abban a rendszerben, amikor egy kiló kenyér 3 Ft 60 fillér volt.)

Szereztünk a várostól elég távol egy jó nagy pincét, az Alföldről pedig több kocsinyi lótrágyát.

A klasszikus csiperketermesztéshez lótrágya szükségeltetik. A lótrágyát komposztálni kell, többször átforgatni, sok-sok vízzel locsolni. E művelet során trópusi hőség, átláthatatlan pára és iszonyú bűz keletkezik. Ezt a

kellemetlen szagot bőrünk „bevette”, és órákig tartó, fürdőkádban való áztatás után is napokig „illatoztunk”.

Kapcsolatunk – ami szinte napi kapcsolat volt, hiszen közel laktunk egymáshoz – tíz évig tartott. Én 1985-ben Szombathelyre költöztem a családommal. Barátságunk nem múlt el, mind a mai napig tart. Azt hiszem, halálunkig fog tartani.

Mit köszönhetek Suba tanár úrnak? Úgy gondolom, hogy abból a pár mondatból is kitűnik, amit leírtam. Az életem metamorfózisát. A természetet csodáló, szerető, védő, virágmániás lettem. Ezt a szemléletet, magatartást igyekeztem átadni gyermekeimnek, tanítványaimnak és igyekszem átadni unokáimnak is.

János bácsi!

Adjon az Isten hosszú, boldog életet, és szerezzenek sok-sok örömet az unokáid!

Szombathely, 2004. június 9.

## **Cönológia és növényföldrajz**

**Fekete Gábor**

*MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót*

Idehaza is, külföldön is reneszánsza van a Zürich-Montpellier-eredetű cönológiának, a vegetációkutatás azon irányzatának, amely fénykorát nálunk az 1950-es–1960-as években élte. De azok a feltárások, térképezési projektek is, amelyek az újabban felállított élőhelytípusokra irányulnak, sok szállal kapcsolódnak a klasszikus előzményekhez. Úgy tűnik, hogy a vizsgálatoknak azt a léptékét, amivel a klasszikus növénytársulástan dolgozik, nem nélkülözhetjük. Közben azonban a kutatás céljai és körülményei lényegesen megváltoztak. A kor kihívása, hogy meg kell ismernünk az átalakuló növénytakarót, a másodlagos vegetációtípusokat. Ennek következménye, hogy a potenciális növényzet mellett (helyett) az aktuális vegetáció térképezése sem nélkülözhető.

Az új körülmény között a „durva léptékű” vegetációtan is változóban van. Új, a kutatást meghatározó irányzatok léptek fel (ezekről pl. Mucina 1997 ad áttekintést). A számítógépadta klasszifikációs módszerek már régóta új „fazont” szabnak a szakmának, de egyéb új, jelentős fejlesztések is történtek-történnek, amelyek a szubjektivitást csökkentik (pl. Bruehlheide-Chytry 2000).

Minden új fejlesztés mellett azonban igaz az, hogy a régi dokumentumok – ha megbízhatóak – nem évülnek el, sőt: a régi felvételek mint referenciák értéke egyre növekszik. Öröndetes, hogy a vegetációkutatók új nemzedéke ennek tudatában van, és a régi dolgozatokban elfekvő felvételek adatai sorra számítógépes adatbázisokba kerülve új életre kelnek.

E dolgozatban nem újdonságokról, új eljárásokról kívánunk számot adni. Munkánk visszatekintés jellegű. Elsősorban a fiatalabb generációnak szól, a tájékozódását szolgálja, segíteni kíván abban, hogy a régebbi dolgozatokat forgatva megértse: mi motiválta a korábbi generációkat a kutatásban. A cönológiai megismerésnek olyan szempontjaiba-módszereibe kíván betekintést nyújtani, amelyek a Kárpát-medencei növényzet feltárásának „heveny” szakaszában bevettek voltak, mára viszont visszaszorulóban vannak.

Lapozzunk ezért vissza a kezdetekig, a cönológia hőskoráig. Bár a fitocönológia (akkor még: fitoszociológia) magyarországi úttörőjének Rapaics Rajmundot tartjuk (A növények társadalmáról irt programadó könyvecskéje ma is élvezetes olvasmány), a koncepciót, kivitelezést illetően mégis hamar Soó Rezső lett a meghatározó személyiség. Ma különösnek hat, hogy a fitocönológia Soó felfogása szerint a növényföldrajznak volt egy fejezete, mint ahogyan ezt Soó sokáig egyeduralkodó, 1945-ben megjelent Növényföldrajz könyvében egyértelműen kitűnik. Különös, hiszen a közösségi ökológia – amelynek a cönológia egy része – ma egy külön tudományág. Magyarázatul két okot is felhozhatunk. Egyrészt a XX. század eleji nagy növényföldrajzi kézikönyvek tekintélyes részét teszik ki azok a fejezetek, amelyek az egyes földrészek formációiról adnak kvalitatív leírásokat. A formációtan és a cönológia közötti rokonság pedig nyilvánvaló. Közlebbi ok az, hogy Soó tanszékén bontakozott ki a debreceni növényföldrajzi iskola, tagjai fitogeográfiát, cönológiát egyaránt műveltek. Soó egész életművében felismerhető az extenzív megismerés igénye. De vegyük figyelembe azt is, hogy botanikusainkat minden korban mozgósította az ország flórája átfogó, teljességre törekvő feltárásának vágya (ez a gondolat sugárzik Gombocz Endre: A magyar botanika története című alapmű sok fejezetéből). Soó nem tett mást, mint hogy ezt a hagyományt kiterjesztette a vegetáció kutatására. Végül is ez vezetett a már a címében is árulkodó Növényföldrajzi térképezés programjához (Soó–Zólyomi 1951).

A társulások kutatása a Zürich-Montpellier-iskola koncepciójának jegyében folyt, az egységek kijelölésében a florisztikai kompozíció, a tömeges-uralkodó és jellemző fajok jelentették az alapot. De, mint Soó Rezső hangoztatta (Soó 1951), a magyar cönológusok sohasem voltak a Braun-i tanítás szolgai lemásolói, hanem más iskolákból is átvették azt, ami jó, használható. Mire gondolt Soó? Például a német Hermann Meusel eszméire (akinek a neve a fiatalabb korosztályok előtt leginkább a nagy chorológiai atlaszt – Meusel–Jäger–Weinert: Chorologie der zentral-europäischen Flora – juttatja eszünkbe). Vezető kutatóink személyes kapcsolatai is hozzájárultak ahhoz, hogy az ő tanítása ismertté vált. Meusel a növénytakarót nem „alulról” kívánja megérteni – egyes társulások elkülönítésével –, hanem felülről szemléli mondván: a növénytakaró jelenségeit növényföldrajzi szempontból kell értékelni. Legfontosabbak a regio-zonális összefüggések. Helyes képet akkor kapunk, ha az egyes vegetációformáknak térbeli változásait követjük. A társulások rokonsági kapcsolatainak felismerésére az áreatípusok, illetőleg azok összehasonlítása szolgálnak. Meusel tagadja a társulások értelmezésének szociológiai koncepcióját és a hierarchikus rendszert. Egy adott terület bármely nodumában különböző áreatípusok együttesen vannak jelen, és a szüntaxonómiai besoroláskor ezek bármelyikének kiemelése önkényes. (Bővebbet l. Jakucs 1951).

Több hazai cönológus munkájában is tetten érhető Meusel (elsősorban Meusel 1943) részleges hatása. Szociológiaellenes felfogását persze elutasították. A növényföldrajzi szempont, az analógiakeresés a földrajzi térben viszont nem is egy kutatót motivált. Az áreatípusok (vagy a kissé más koncepcióban fogant flóraelemek) meghatározásának igénye nálunk is korán – sőt már Meuselt megelőzően – jelentkezett, először éppen Soónál. A kivi-telezés viszont Máthé Imre műve (Máthé 1940, 1941), aki a Kárpát-medence minden virágos fajára elvégezte a flóraelem-besorolást. Ettől kezdve lehetővé vált, hogy a cönológiai tabella teljes fajkészletét figyelembe véve áreatípus-analíziseket végezzenek, és a legtöbb kutató élt is ezzel a lehetőséggel.

A flóraelem-spektrumok jól tájékoztatnak a társulás – nemegyszer kontinens-léptékű – földrajzi-elterjedési kapcsolatairól. Kétségtelen viszont, hogy ezzel a vegetációkutatás eklektikussá vált, pontosabban: egyike volt az első lépéseknek a módszertani eklektikusság felé, ami azóta egyre jobban elburjánzott. (Gondoljunk pl. a ma szinte kötelezően használt TWR-indikátorszámok és hasonló mutatórendszerekre. Dierschke újabb könyve – 1994 – a különféle módszertanok válogatás nélküli bekebelezésével további példákkal szolgál.) Ugyanakkor a vegetációtan geográfiai szempontokkal gazdagodott. Meusel hatása is, hogy a társulások értelmezése során nagy szerephez jutott az összehasonlítási mozzanat. Mondhatnánk persze, hogy az összehasonlító módszer a fitocönológiában általános. Hiszen mindenfajta tabelláris cönológiára alapozott osztályozó munka – már a sokváltozós módszerek megjelenése előtt is – az állományok (felvételek) összehasonlításán alapul. Azonban az összehasonlítás objektumai nemcsak az állományok lehetnek, de vegetációkomplexek, a vegetációmozaik is. Az összehasonlítás kritériuma pedig nem-taxonómiai (pl. chorológiai) is lehet. A kutatás nemegyszer távoli tájak növényzetében mutatkozó analógiák keresését, felfedezésszerű felismerését jelentette. Egy egyhangú, illetve jobbra csak egyféle hatásra kialakult növényzet nem szorul ilyen nyomozómunkára, a sok irányból építkező Kárpát-medencei vegetáció azonban a maga meglepetéseivel sok leckét ad fel a kutatónak, aki csak kellő kitekintéssel képes megfelelő értelmezések megtételére.

A „felülről” való szemléletre, hatékonyságára alábbiakban néhány példával szolgálunk.

Ilyen korai példa az alföldi klímazonális löszerdők kutatástörténete. Az 1950-es években Zólyomi Bálint elvállalta, hogy Magyarország Nemzeti Atlaszában megrajzolja az ország vegetációtérképét. Bármennyire is sürgette őt a kiadó, nem teljesítette a feladatot. Közben ugyanis rájött arra, hogy az alföldi, egykor nagy kiterjedésű lösznövényzetről túlságosan hiányos a tudásunk. (Akkor már jó ideje ismert volt – Soó és Hargitai kutatásai nyomán – az alföldi homok vegetációja, azonban Zólyomi a gyöngyvirágos tölgyes és a pusztai tölgyes löszre történő adaptációjától idegenkedett.)

1957-ben aztán lehetőség nyílt arra, hogy egy, a fennmaradását a véletlen szerencsének köszönhető alföldperemi, löszön kifejlődött ritkás tölgyerdőbe betekinthessünk. A „locus classicus”-ról, a kerecsendi erdőről van természetesen szó. Szerencsére rendelkezésre álltak Délkelet-Európa azonos – erdőssztyepp – klímaövéből származó vegetációleírások, Enculescu, Szafer, Borza, Paskovski és mások tabellákkal ellátott dolgozatai. Munténia, Dobrudzsa, Beszarábia, Podólia, a Donyec-hátság löszterületei, erdőssztyepp klímája vegetációjának képe ezekből a dolgozatokból koherensen kirajzolódott, legalább is Zólyomi számára, aki a hazai „felfedezéskor” nagy hasznát vette ezeknek a többnyire alaposan megírt dolgozatoknak, amelyek a kezdettől az azonosítást segítő fontos társulásbélyegekre hívták fel a figyelmet (pl. arra, hogy ezekben a szubmediterrán erdőssztyepp-erdőkben a *Quercus pubescens*nek fontos szerep jut, hogy a molyhos tölgy a hegyek-dombvidékek felől, a *Quercus robur*, az *Acer tataricum* az árterek felől rányomulva a löszhátakra közös komponensei a felnyíló erdőnek). Bővebbet I. Zólyomi 1957. A felfedezett-leírt tatárjuharos lösztölgyes a rekonstrukció szerint egykor kiterjedt volt az Alföldön és peremterületein (lásd Zólyomi 1967b). A dunai országok potenciális vegetációjának Niklfeldtől szerkesztett térképe (1973) jól mutatja szerves kapcsolatukat a Kárpátoktól délre és keletre húzódó erdőssztyepp zónával és ezzel a felismert analógia helyességét igazolja.

Néhány évvel később, az 1960-as évek elején, a Gödöllői-dombvidék kutatása során figyeltünk fel olyan, a dombtetőket borító erdőkre, amelyekben a másutt töltelék szerepet játszó elegy-fafaj, a mezei juhar tömeges, a gyertyán és a tölgyek mellett A kocsánytalan tölgy mellett a kocsányos tölgy (*Quercus robur*) a lombszint leggyakoribb faja, mellettük a molyhos tölgy állandó, de általában csak pár egyeddel, illetőleg más tölgyekkel kialakult hibridek formájában megjelenő fafaj. A gyertyán sokszor csúcsháradt. A gyepszintben az üde lomberdei fajok kismértékű túlsúlya figyelhető meg, mellettük a száraz tölgyesek képviselőjeként az erdei gyöngyköles (*Lithospermum purpureo-coeruleum*), a bársonyos tüdőfű (*Pulmonaria mollis*), a borsfű (*Clinopodium vulgare*) és más fajok is feltűnnek. Egy ilyen száraz mezei juharos tölgyesnek megjelenése itt azért feltűnő, mert erős szabályszerűség, hogy ebben a nagyjából 250–300 méteres magasságban az Északi-középhegység dombvidékein, előhegyein a cseres-tölgyesek az uralkodók. Hogy az elegy-fafajok egyes erdőféleségekben felszaporodhatnak, arra példa hegyvidékeinken nálunk is akad. Különleges termőhelyeken – pl. sziklagörgetegeken – a lependéktermésű, pionír elegyfák előnyhöz jutnak a nehéz makkot termő tölgygel, bükkal szemben. De ezek a speciális és környezettől elütő termőhelyek csak kis foltokban jelentkeznek.

Jóval kisebb kiterjedésben, elsősorban a gödöllői félmedence homokkal kitöltött felszínén egy újabb, addig ugyancsak nem leírt erdőtársulás került



elő (Fekete 1965). Az akkor még természetközeli állományokban a három tölgy (kocsánytalan, kocsányos és molyhos tölgy), valamint a virágos kőris mellett a nedvességet kedvelő, magasártéri tatárjuhar (*Acer tataricum*) és a kislevelű hárs játszanak főszerepet. A cserjeszintben tömeges a mogoró, a tatárjuhar. Gyepszintjében a tölgyes fajok uralkodnak, közöttük számos kontinentális tölgyes elem (bársonyos tüdőfű, tarka nőszirm, sárgás sás (*Carex michelii*). Szórványosan megjelenik itt a magas gyöngyperje (*Melica altissima*) és a bugás veronika (*Pseudolysimachion spurius*). Feltűnő kontinensként – jelezve a sajátos átmeneti jellegét – itt az árnyas, üde erdők fajai is nőnek, közöttük tömeges a bükkös sás (*Carex pilosa*). A hársas-tölgyes állományok más elegyes tölgyesekkel, így a tatárjuharos-tölgyesekkel komplex megjelenést mutattak.

A számunkra addig ismeretlen erdőtársulások identifikációra, ill. leírásra vártak. Annyi bizonyosnak látszott, hogy analógiát kelet felé kell keresni, a nem sokkal azelőtt felfedezett tatárjuharos tölgyes kapcsolatai egyértelműen erre terelték a figyelmet. Azt is tudtuk, hogy Európa keleti felének lombos erdőiben, ahol kelet felé fokozatosan maradnak el a bükk, a kocsánytalan tölgy, a gyertyán, az elegy-fajok (kőris, juharok, hárs) szerepe, tömegessége – talán a fő fafaj, elsősorban a kocsánytalan tölgy kompetitív erejének csökkenése miatt – megnő. Szerencsés körülménynek tekinthető, hogy ebben az időben (a hatvanas években) a magyar geobotanikusok előtt megnyílt a lehetőség, hogy rövidebb tanulmányutakat tegyenek a Szovjetunió erdőssztyepp övezetében. Borhidi Attila például az ukrán erdőssztyeppen járva száraz gyertyánosokról számol be (Borhidi 1966). A cönológiai tabellák összehasonlításából kiderült, hogy Nyugat-Ukrajna magaskörisben gazdag erdőssztyepp-tölgyesei faji összetételéhez igen közel állnak a Gödöllői-dombvidék – egykor kiterjedt, mára csaknem kipusztult – mezei juharos gyertyános-tölgyeseihez (Kleopov 1938, Vorobjev 1953). Az erdélyi Mezőségről, Moldvából, a Donyec-vidékről ugyancsak hasonló erdőkről tanúskodnak a felvételek. A keleti kapcsolatok tényét erősíti, hogy a gödöllői medence kötött homoktalaján (és még néhány ponton) kifejlődött kislevelű hárs uralta erdőssztyepp erdői sok vonásban hasonlítanak a keleti orosz erdőssztyepp zónában (a Volga és az Ural között, Baskíria területén) nőő erdőkhöz (lásd pl. Kucserovszkaja 1932, a további irodalmakat pedig Fekete 1965). Végül is a távoli területek erdőivel való egybevetésből vált nyilvánvalóvá, hogy a hűvös-kontinentális erdőssztyepp erdőit találtuk meg és azonosítottuk. Ezen erdők mint kis szigetek ágyazódnak be a melegebb Alföld szubmediterrán erdőssztyepp zónájába. Létük mezoklimatikus és talajtani okokkal magyarázható. (Jóvátehetetlen veszteség, hogy említett erdőtársulásaink legtöbb állománya átalakult vagy elpusztult).

De távolabbi tájak felé való kitekintésre adódnak korábbi példák is. Már régóta ismeretes volt, hogy Délnyugat-Dunántúl növényzete a pannóniaitól

nagymértékben elüt. Itt agyagon, vályogon és löszön tülevelű-lombelegyes erdeifenyvesek, kavicsos erősen podzolosodó talajon elegyetlen erdeifenyvesek alakulnak ki, közbezárvá edafikus-intrazonális társulásokat: tőzegmohás átmeneti lápok, rekettyés fűzlápok és síklápok másodlagos, szukcesszionális vegetációformákat (sovány irtásrétek, nyíres-csarabosok stb.). A florisztikailag gazdag terület vegetációmozaikját Pócs Tamás kutatta. A vegetáció leírásának és értelmezésének nagy lendületet adott lengyelországi tanulmányútja. A terepbejárás meg a magyar és lengyel társulástábellák összehasonlítása segített felismerni, hogy az Alpokalji terület a lengyelországiaknak számos tekintetben a mása, illetve hogy amaz a nagy balti tülevelű elegyeserdő zóna ideszakadt darabjának fogható fel. A boreális vegetációtípusok fennmaradását a dealpín klimatikus tényezők biztosították. Az acidifil erdeifenyvesek a posztglaciális beerdősödés kezdetén, a preboreálisban igen valószínűen még közvetlen összeköttetésben álltak a balti fenyvesekkel, és a fajkészletüket megszabó boreokontinentális fajok beözönlése is erre az időre tehető. Később, az atlantikus fázisban és még később, a szub-boreálisban alpin-illír lomberdő fajokkal telítődtek. Ez adott az itteni erdő-társulásoknak egyéni arculatot. Ma a közvetlen összeköttetés az elegyes fenyvesek fő elterjedési területével megszakadt (Pócs et al. 1958, Pócs 1959, 1960).

Látjuk, hogy az analógiakeresés nagy térléptékben történik. A nagy térlépték persze nagy időléptékhez kapcsolódik. A sokszor homlokegyenest eltérő áreatípus-spektrumok mögött különféle időbeli mozgások állnak. Különösen olyan – nálunk rendszerint ritka – áreatípusok megléte árulkodó, amelyek megjelenése plauzibilisen köthető a jégkor utáni vegetációtörténet egy-egy fázisához. Nagymértékben a palinológiának, köszönhetjük, hogy a fázisokról jó ismereteink vannak, és hogy a fajok-áreák alapján a társulástranszformációkat a posztglaciális vegetációtörténet időtengelyén képesek vagyunk elrendezni, mint azt az alábbi példa is mutatja.

A Dunántúli-középhegység legjellegzetesebb vonása a dolomitnövényzet. A tájképileg is igen megejtő dolomitgerincek, sasbércek, börcök északias, meredek hajlatain zárt sudárroszsnokos sziklagyepekre, alattuk sokszor letörpülő, kiritkuló erdőkre, a letörpülő bükkfa, molyhostölgy, bennszülött berkenyék és cserszömörce különös elegyére bukkanhatunk. A zárt dolomit sziklagyepben és a bükkös karszterdőben menedéket nyertek olyan ritkaságok, mint – többek között – az alhavasi gombos varjúkőröm (*Phyteuma orbiculare*), a terpedt koronafűrt (*Coronilla vaginalis*), a hegyi tarsóka (*Thlaspi montanum*), a henye boroszlán (*Daphne cneorum*), a havasi hagyma (*Allium victorialis*), tarka nádtippán (*Calamagrostis varia*), kövi szeder (*Rubus saxatilis*), szürke bogáncs (*Carduus glaucus*), a hüvös, meredek dolomitfalakon pedig az ugyancsak alhavasi medvefű kankalin (*Primula auricula*). Gyakori eset, hogy fenti maradványfajok két kontrasztosan különböző mikroklimájú társulás határán – az ún. cönoton-ban – lépnek fel,

pl. a karsztbükös és a zárt dolomit sziklagyep határán, ahol a többi növény-faj versengő ereje legyengített (Zólyomi 1987). Számos ritka, csak itt előforduló különleges – nemegyszer magashegységi elterjedésű – fajja alapján a karsztbükköst (*Fago-Ornetum*) reliktum jellegű társulásnak tekintjük (Zólyomi 1958). A Keszthelyi-hegységtől a Budai-hegységig sok állományát ismerjük. Az Északi-középhegységből az 1950-es években, a Bükk hegység térképezése során bukkantunk a *Fago-Ornetum*-hoz termőhelyben, fizionómiában, kompozícióban hasonló állományokra. Ebben a nyúlfarkfüves bükösben (*Seslerio hungaricae-Fagetum*) a magas hegyvidéki fajok még nagyobb számban jelentkeznek (így a *Centaurea mollis*, *Cirsium erisithales*, *Valeriana tripteris*, *Arabis alpina*, *Clematis alpina*), de a dunántúlival közös elemek is (*Rubus saxatilis*, *Calamagrostis varia*, *Allium victorialis*). Kimutatható itt dealpin sziklagyeppek hatása is (*Sesleria hungarica*). A *Seslerio-Fagetum* már a bükös elemek túlsúlyát mutatja (vö. Zólyomi 1967a).

Suba János et al. 1982-ben írta le a Déli-Bükkből, Felsőtárkány mellől (a Várhegy-Csákpilisről) dolomit alapkőzetről a *Seslerio-Quercetum virgillianae* erdőtársulást, illetőleg Vojtkó András ennek egy, az északi oldalakra húzódó változatát (*Seslerio-Quercetum pubescenti-petraeae*, Vojtkó 1992). A ritkás faállomány alatt a *Sesleria hungarica*, néhol a *Carex humilis* dominál, a gypszintben tömeges a *Daphne cneorum*, a *Calamagrostis varia*. Orchideákban gazdag erdő ez, *Cypripedium calceolus*-sal, *Gymnadaenia odoratissima*-val. Ez a társulás – amely a tölgyes zónában alakult ki – felfogható, mint a *Seslerio-Fagetum* helyi vegetációtörténeti előzménye, amelyben a bükös jelleg még nem érvényesül, a tölgyes jelleg viszont annál erősebben megnyilatkozik.

A rokonsági sor azonban koránt sem teljes. Ezeknek a dolomiton kifejlődött letörpülő ritkás erdőknek a jégkor utáni evolúciója ritkás fenyesekkel kezdődik (főleg erdeifenyővel); ilyen ún. reliktum erdeifenyvesek ma is nagy kiterjedésűek, pl. az Alacsony-Tátrában, a Keleti-Alpokban. Az országhatáron belül a Kőszegi-hegységben találjuk néhány erősen pusztult állományát. A jégkor utáni beerdősödés korai, ún. preboreális fázisát képviselik, annak a korszaknak a hírmondói, amikor a lombos fafajok még csak elszórtan jelentkeztek. Így végül is egy vegetációtípus szekuláris fejlődésének egész sorozata áll előttünk (igen valószínűen legfiatalabb az Északi-középhegység *Seslerio-Fagetum*-a), ill. őrződött meg. Igaz: a Kárpát-pannoniai régió különböző tájain.

A földrajzilag egymástól távoleső, egymással vikariáló társulások összehasonlítása során egy különleges fajcsoport tűnik ki, amelynek nem annyira szüntaxonómiai értéke, hanem sokkal inkább cönogenetikai értelmező szerepe nagy. Azokról a fajokról beszélünk, amelyeket korábban már felsoroltunk megemlítve, hogy elsősorban magas hegyvidéki, alhvasi társulásokhoz kötődnek, és amelyekre nálunk egy diszjunkt-diszperz áréakép

a jellemző. Mindezek alapján (többnyire jégkorszaki) reliktumoknak tekintjük ezeket. A *Seslerio-Fagetum*-ra, de a többi rokon társulásra is igaz, hogy ezek, statikusan szemlélve és a lineáris cönológiai rendszerben elhelyezve nem értékelhetők megfelelő módon, mivel különleges cönózisok, amelyeknek mind térben, mind időben többdimenziós kapcsolatai máig kimutathatóak (Zólyomi 1950, 1958, 1967a). A szüntaxonómiai rendszerek nem is képesek teljességgel rokonságukat kifejezni. Így a *Fago-Ornetum*-ot Soó (1973) az *Orno-Cotinion*, de a *Seslerio hungaricae-Fagetum*-ot a *Cephalanthero-Fagion*-ba sorolja. Borhidinél (2003) már azonos egységben, a *Cephalanthero-Fagenion* alcsoportban találhatóak, nem így azonban a rokon *Seslerio hungaricae-Quercetum virgiliana*, amely tőlük meglehetősen távolra, a kontinentális tölgyesek csoportjába (*Aceri tatarici-Quercion*) került. A mészkedvelő erdeifenyvesek meg még sokkal távolabb, mindkét rendszerben.

De nézzünk további példákat, a „felülről” való szemlélet jegyében. A magyar növényföldrajz nagy egyénisége, Borbás Vince az illir (nyugat-balkáni) hegyek és a Balatontól északra elterülő hegyek florisztikai hasonlóságára már 1900-ban felhívta a figyelmet, híres balatoni flóraművében. Jobban utánanézzve az is kiderül, hogy jó néhány nyugat-balkáni növényfaj diszjunkt áréával, a fölterjedési területtől elszakítottan bukkán itt fel. Olyanokról van szó, amelyek Dél-Dunántúlon sem fordulnak elő, így nem jöhettek a Mecsek felől sem: *Daphne laureola*, *Scilla autumnalis*, *Stipa bromoides*, *Coronilla emerus*, *Amelanchier ovalis*, *Physocaulis nodosus*, *Aethionema saxatile*, *Scutellaria columnae*, *Notholaena marantae* stb. Az eltelt időben aztán megismertük a Dunántúli-középhegység növényzetét és annak térbeli sajátosságait is. Igen egyedi a kép az Északi- és a Déli-Bakony átmenetében. Veszprémtől nyugatnak egy durván észak-déli metszet elemzése (Fekete és Zólyomi 1966) azt mutatja, hogy északon, mintegy 400 m tszf. magasságban még bükkösök borítják a gyenge lejtésű vagy sík területeket. Átszelve a veszprém-devecseri haránttörés vonalát megváltozik a kép. A hegytetőket, platókat már cserszömörccés, molyhostölgy és virágoskőris uralta száraz mészkedvelő karsztölgyesek fedik, a bükkösök az északi oldalakra szorulnak vissza. A másutt kiterjedt cseres-tölgyesek itt összeszorulnak, csak a lösz alapkőzet szigetszerű foltjaira korlátozódnak, amely alkalmas mélyebb talajok kialakulására. Gyakorlatilag hiányzik a gyertyános-tölgyes is, illetőleg a gyertyánosok „beolvadtak” a bükkösökbe. Nem is egy, de két vegetációzóna is kiesik itt, éppen azok, amelyek Közép-Európa szubkontinentális dombvidékein és alacsony hegyein – akárcsak a Dunántúli-középhegység keletibb kistájain is – igen elterjedtek. (Nyilvánvaló, hogy itt egy erős éghajlati grádienssel van dolgunk, amit nemcsak a botanikus észlel, de tudnak róla a növénytermesztők is. A jelzett vonaltól északra például a kukorica gyakran nem érke be, délre viszont a szárazságtól

szenved.) Üde bükkösök és száraz karszttölgyesek zónájának ilyen közelsége, csaknem érintkezése, azonos magasságokban való elrendeződése a Kárpát-medencében egyedülálló.

Ami azonban most a lényeg: az irodalmazás közben rábukkantunk Ivo Horvat térképére, aki a Horvát-karszt északi területeiről mutatott ki hasonló vegetációeloszlást (Horvat 1962), Európa új vegetációtérképén (Bohn et al. 2000) pedig már azt is látjuk, hogy a Keleti-Alpok déli felének montán-szubmontán bükköseit molyhos-tölgyesek öve kíséri, és ez a kontaktus hosszasan követhető az Adria vonala mentén a Nyugat-Balkánon, a Dinári hegyvonulat tenger felőli oldalán. A párhuzam a keletalpesi-nyugatbalkáni területekkel tehát nemcsak a flórakincsben, hanem a vegetáció térbeliségében is megmutatkozik. Ezért a Dunántúli-középhegység tárgyalt vegetációkomplexe a Nyugat-Balkánnak kicsinyített (és persze elszegényedett) mása. A bemutatott szituáció valószínűen nagyon régre vezethető vissza, mivel pollenanalitikai vizsgálatokkal sikerült kimutatni, hogy a Balaton környékén a bükkfa már a jégkorszak utáni erdőfejlődés ún. atlantikus korszakában (a szubmediterrán tölgyesek legnagyobb kiterjedése idején) elérte maximális pollensűrűségét. Nem közömbös az sem, hogy a korai bükkmaximum mellett sikerült *Ostrya*-pollent is kimutatni (Fekete-Zólyomi 1966). Ez azért fontos, mert tudjuk, hogy az illir régióban a bükkös és a száraz molyhos tölgyes között egy átmeneti társulás: a *Seslerio-Ostryetum* húzódik hosszasan.

Figyelemre méltó, hogy éppen az Északi- és Déli-Bakony fentebb tárgyalt, deviáns zonalitást felmutató határzónájában (durván: Hárskút-Márkó környéke) a leggazdagabb maradványokban az északi dolomitsziklagyp és a bükkös karszterdő. Ez a tiszafa (*Taxus baccata*) bakonyi elterjedésének (legnagyobb hazai állományának) körzete, a Dunántúli-középhegység florisztikai diverzitásának egyik „forró pontja”. Mivel e határzónától északra is, délre is csökken a glaciális reliktumok száma, úgy tűnik, hogy a két – különböző léptékben fellépő – jelenség: zonalitás (ideértve a zónakimaradást is) és reliktumgazdagság nem független egymástól.

A vegetációkutatásnak azt a koncepcióját, amelyben a fent bemutatott példák fogantak, nehéz megfogalmazni, papírra vetni. Nem is kísérelte meg eddig senki. A XX. század közepének kutatója még nem egyszer belebotlott olyan kérdésekbe, amelyeknek az értelmezése, magyarázata a vizsgált táj keretein belül nem volt lehetséges. Ilyenkor csak a vegetációgeográfiai kitekintés segített. Ismereteinket, szemléletünket a meglévő analógiákat felismerésére kellett élesíteni. Az analógiakereséshez a tér Közép-Európát, Délkelet-Európát, Kelet-Európát jelentette, kinek-kinek a vizsgálati objektuma szerint. A terepen nemcsak sokat de sokfelé dolgoztunk vagy csak megfordultunk, hogy minél több vegetációtípus képét raktározhassuk el. Mindez ahhoz vezetett, hogy Magyarországon a fitocönológiának talán

egy kevésbé ortodox formája vert gyökeret, legalább is egyes kutatócsoportoknál.

Ami a fentebb bemutatott eredményeket illeti: bizonyításuk bizony gyenge lábakon áll. A mai igényeket nehezen elégítik ki, többnyire csak hipotéziseknek fogadnánk el őket. De ezek olyan hipotézisek, amelyeknek a validálása csaknem lehetetlen. E rekonstrukciós jellegű munkáknak – amelyek némiképp a régészeti tevékenységéhez hasonlítanak – a fő szempontja az ellentmondások kiszűrése volt. A megvilágosodás folyamata gyakran a puzzle játékhoz hasonlatos – erre tipikus a dolomitsziklai bükkösök példája – ahol a darabokat (azaz a tényeket) csak egyféleképp lehet összeilleszteni ahhoz, hogy egy értelmes kép kikerekedjék.

A bizonyosság növelését nemegyszer a holocén vegetációtörténeti, máskor a tájtörténeti kutatásoktól (mindkét esetben: a lokális adatok gyarapodásától) várjuk.

### Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom Botta-Dukát Zoltánnak a kézirat gondos átnézéséért, jobbító, hasznos javaslataiért.

### Irodalom

- BOHN U., GOLLUB G., HETTER C. (2000) Karte der natürlichen Vegetation Europas, 1: 2500 000. Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg.
- BORHIDI, A. (1966) Erdőtanulmányok a Szovjetunió erdőssztyepp övében. Bot. Közlem. 53: 185–188.
- BORHIDI, A. (2003): Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- BORBÁS, V. (1900): A Balaton tavának és partmellékének növényföldrajza és edényes növényzete. Budapest.
- BRUELHEIDE H., CHYTRY M. (2000): Towards unification of national vegetation classifications: A comparison of two methods of large data sets. Journal of Vegetation Science 11: 295–306.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Ulmer, Stuttgart.
- FEKETE, G. (1965): Die Waldvegetation im Gödöllői Hügelland. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- FEKETE G., ZÓLYOMI B. (1966) Über die Vegetationszonen und pflanzengeographische Charakteristik des Bakony Gebirges. Ann. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung. 58: 197–205.
- HORVAT, I. (1962): Karte biljnih zajednica Zapadne Hrvatske. Prirodoslovna istraživanja, 30, Acta Biol. 2., Zagreb.
- GOMBOCZ, E. (1936): A magyar botanika története. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest.
- JAKUCS, P. (1951): H. Meusel areálgeográfiai munkáinak ismertetése. In: Soó R., Zólyomi B. (szerk): Növényföldrajzi térképezési tanfolyam jegyzete, 44–49. Budapest.



- KLEOPOV, J. (1932): Pro novi znáhidki Evonymus nana M. B. i Coronilla elegans Panc. v URSzR. Zsurnal Insztitutu Botaniki AN URSzR 17: 137–165.
- KUCSEROVSZKAJA, S. E. (1932): Rasztitelnoszty baskirszkoj csaszti obscsevo Szürta. Leningrad, 23–168.
- MÁTHÉ, I. (1940): Magyarország növényzetének flóraelemei. Acta Geobot. Hung. III: 116–147.
- MÁTHÉ, I. (1941): Magyarország növényzetének flóraelemei II. Acta Geobot. Hung. IV: 85–108.
- MEUSEL, H. (1943): Vergleichende Arealkunde I-II. Berlin.
- MUCINA, L. (1997): Classification of vegetation: past, present and future. Journal of Vegetation Science 4: 429–439.
- NIKLFIELD, H. (1973): Natürliche Vegetation. In: Atlas der Donauländer, Wien.
- PÓCS, T. (1960): Die zonalen Waldgesellschaften Südwestungarns. Acta Bot. Hung. 6: 75–105.
- PÓCS T., DOMOKOS-NAGY, É., PÓCS-GELENCSE, I., VIDA G. (1958): Vegetationsstudien im Örség (Ungarisches Ostalpenvorland). Budapest.
- SOÓ, R. (1945): Növényföldrajz. Budapest.
- SOÓ, R. (1950): A korszerű növényföldrajz kialakulása és mai helyzete Magyarországon. Annales Biologicae Universitatis Debreceniensis I: 1–26.
- SOÓ, R., ZÓLYOMI B. (szerk.) (1951): Növényföldrajzi térképezési tanfolyam jegyzete. Budapest.
- SOÓ, (1973): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve V. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- SUBA J., KÁRÁSZ I., TAKÁCS B. (1982): Újabb florisztikai adatok a Bükk hegységből. Abstracta Botanica 7: 53–58.
- VOJTKÓ, A. (1992): A délnyugati Bükk dolomitnövényzetének előzetes vizsgálata. Fol. Hist.-nat. Mus. Matr. 17: 139–150.
- VOROBJEV, D. W. (1953): Tipü leszov evropeiszkoj csaszti SzSzSzR. Kiev.
- ZÓLYOMI, B. (1950): Fitocenozü i lesomelioracii obnazenii gor Budü. Acta Biol. Hung. 1: 7–67.
- ZÓLYOMI, B. (1957): Der Tatarenahorn-Eichen-Lösswald der zonalen Waldsteppe. Acta Bot. Hung. 3: 401–424.
- ZÓLYOMI, B. (1958): Budapest és környékének természetes növénytakarója. In: Pécsi M. (szerk.) Budapest természeti képe. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- ZÓLYOMI, B. (1967a): Sesleria hungaricae-Fagetum. In: Zólyomi, B. (szerk.) Guide der Exkursionen des Internationalen Geobotanischen Symposiums, Eger-Vácrátót, 32–35.
- ZÓLYOMI, B. (1967b): Rekonstruált növénytakaró, 1:1,5 millió. Magyarország Nemzeti Atlasza, 21, 31.
- ZÓLYOMI, B. (1987): Coenotone, ecotone and their role in preserving relic species. Acta Bot. Hung. 33: 3–18.



**Adatok a Mátra hegység moha- és  
zuzmóflórájához**  
**Data to the bryophyte and lichen flora of the  
Mátra Mts.**

**Kis Gabriella és Molnár Katalin**

*MTA EKF Bryológiai Kutatócsoport  
Eszterházy Károly Főiskola Növénytani Tanszéke  
3301. Eger, Pf. 43.  
kisgabi@ektf.hu; molnar.k@freemail.hu*

**Ajánlás**

Nagy tisztelettel ajánljuk ezt a munkát Suba Jánosnak, akinek része volt a Mátrai Tájvédelmi Körzet és fokozottan védett területeinek kijelölésében.

**Abstract**

The Tarjánka gorge and its rim is one of the strictly protected areas of the Mátra Mts.

Authors present the first bryological and lichenological records about the gorge and its nearest surroundings. They collected 6 taxa of Hepatic, 13 taxa of moss and 6 taxa of lichen from the gorge and 1 taxa of hepatic, 7 taxa of moss and 17 taxa of lichen from the rim of the gorge. *Mnium marginatum* (With.) P. Beauv. and *Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Crombie are new to the Mátra Mts.

The taxa list is far from complete, because of the collection had an exploratory nature. In the gorge we could find mainly circum-boreal species that usually live in the mountain regions of Hungary and a great part of them characteristic for gorges. Four species have mountain character among them: *Lejeunea cavifolia* (Ehr.) Lindb., *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp., *Fissidens cristatus* Wils. ex Mitt. and *Fissidens minutulus* Sull. They refer to the special microclimatic habitat of the gorge, which is surrounded by

thermophilous *Quercus* forests and rocky grasslands, where *Grimmia trichophylla* Grev. occurs with Mediterranean character.

It is interesting to mention that from the 6 lichen species collected in the gorge, five are toxitolerant. It seems necessary to investigate, how the nearby thermal power station or any other polluting agent effects the flora of the gorge.

### Kulcsszavak/Keywords

Magyarország/Hungary, Mátra hegység/Mátra Mts., Tarjánka-szurdok/Tarjánka-gorge, Bryophyta, Lichenes.

### Bevezetés

A Mátra hegység déli oldalán, Markaz és Domoszló községek közt folyik délnek festői szépségű völgyében a Tarjánka-patak. A Kékestől kb. 3,5 km-re keletre, a Felső-tarjánkai Őrház közelében ered, hegylábi szakaszának kb. másfél kilométernyi darabja 10-15 m magas, középső miocén kori (bádeni) piroxén-andezit sziklafalak közé szorított szurdokban tör utat magának **(1. ábra)**. A szurdok D-i végénél egy felhagyott andezit-kőfejtőt találunk, amelynek érdekes, ritka ásványa az üvegopál (hialit). A szurdokot határoló völgyperemet száraz, könnyen erodálódó, kőszórásos, néhol padokat képző andezit-tufa felszín borítja, melyen részben forrásos vagy száraz, nyílt sziklagyepek, másrészt száraz sziklaerdők élnek **(2. ábra)**. A sziklagyepek a túlzsaporodott vadállomány taposása és rágása miatt erősen degradáltak.

Bár a Tarjánka-völgy a Mátrai Tájvédelmi Körzet része, s maga a szurdok geológiai értékei miatt fokozottan védett terület, botanikai kutatások eddig még alig folytak ezen a vidéken. A völgy vegetációjáról Kádár Katalin közöl adatokat főiskolai szakdolgozatában (Kádár, 1998). Ő elsősorban a szurdok keleti peremén a keményebb andezitfelszíneken élő melegkedvelő tölgyes (*Corno-Quercetum*) állományairól készített cönológiai felvételeket a virágos növényekre koncentrálna, valamint ad egy rövid fajlistát a szurdokban élő mohákról is **(1. tábla)**. Sajnos a felsorolt fajok bizonyító példányai nincsenek herbáriumban, így nincs lehetőségünk azok revíziójára. Bryológiai kutatásoknak egyéb nyomát nem leltük. Valószínűsíthető, hogy Boros Ádám sem ismerte a helyet, mert sem a naplóiban sem a bryogeográfiai munkájában (Boros 1968) nem tesz róla említést. Későbbi adatok is inkább a magas Mátrából, a Kékes Észak Erdőrezervátum területéről születtek (Ódor 2000a, 2000b, Papp et al. 1999–2000)

Zuzmóadatokat Kiszelyné Vámosi Anna közölt (Vámosi A., K., 1980, 1982–83) a Tarjánkába NY-ról belefolyó Csonka-patak környékéről **(2. tábla)**. Sajnos ezeknek a fajoknak a bizonyító példányai sincsenek herbáriumban elhelyezve. Viszont találtunk az Eszterházy Károly Főiskola Növényteni Tanszékének Herbáriumában (EGR) 40 db (34 fajba tartozó)

publikálatlan példányt a Tarjánka-völgyből (3. tábla). Közülük a gyűjtő egy fajnál (*Lecidea stigmatea*) tüntette fel a Tarjánka-patak nevét lelőhelyként, háromnál a Tarjánka Ny-i oldalvölgyét, a Csonka-patakot jelölte meg, a többinél azonban nincs pontosabb helymeghatározás. Mivel tudjuk, hogy Kiszelyné Vámosi Anna meglátogatta a szurdokot Antonin Vězda morva lichenológus társaságában gyűjtés céljából, valószínűsíthető, hogy ezek a példányok is innen származnak.

Munkánk célja elsősorban a botanikailag feltáratlan Tarjánka-szurdok, valamint közvetlen környékének moha- és zuzmó-florisztikai jellemzése. Az itt közölt adatok az első, tájékoztató jellegű gyűjtésünk eredményét mutatják.

### Enumeráció

A határozáshoz elsősorban a következő munkákat használtuk (Frey et al. 1995; Orbán, Vajda 1983; Paton 1999, Purvis et al. 1992; Schumacker, Vaňa 2000; Smith 1978; Verseghy 1994; Wirth 1995a, 1995b;). Amennyiben ezekről eltértünk, az az érintett taxonhoz csatolt megjegyzések során kiderül. A példányokat az EKF Növénytani Tanszékének Herbáriumában (EGR) helyeztük el.

**A Tarjánka-patak hegylábi, szurdok szakaszán**, kb. 200–250 m tengerszint feletti magasságban a 4–15 m magas, 2–4 m széles szurdok sziklafalait több helyen csöpögő víz áztatja. A falakon domináns a kriptogám vegetáció, melybe nagy *Polypodium vulgare* gyepek ágyazódnak, és a peremről több helyen *Hedera helix* csüng alá.

### **Marchantiophyta (Gyűjtő/Coll.: G. Kis, lelőhelyszám/loc. no.: 04002)**

*Chiloscyphus polyanthos* (L.) Corda var. *polyanthos*. 04002/F, vízáztatta sziklán.

Schumacker és Vaňa (2000) *Chiloscyphus polyanthos*-nak tekinti Orbán és Vajda (1983) által a *Chiloscyphus* nemzetség alatt felsorolt két fajt és változatait, és megemlíti, hogy egyes szerzők megkülönböztetnek a faj alatt két változatot: a var. *polyanthos*-t és a var. *pallescens*-t, és kulcsot is ad az elkülönítésükhöz, de nem tartja a bélyegeket taxonómiai értékűnek. Mindenesetre a Tarjánka-pataki növény sejtméretei alapján az előbbi változathoz sorolható.

Cirkumborealis flóraelem. Források, patakok, szurdokerdők szikláin, andeziten élő növény.

*Conocephalum conicum* (L.) Lindb. 04002/B, és 04002/AD, vízáztatta sziklafalon.

Cirkumboreális flóraelem. A Magyar Középhegységben árnyas sziklákon, patakmedrekben, forrásoknál élő moha. Hiányzik az Alföldön.

***Lejeunea cavifolia* (Ehr.) Lindb.** 04002/G, és 04002/L, sziklafalon; 04002/H, vízáztatta sziklán.

Montán, cirkumboreális faj. Legtöbbször szurdokerdőkben, főleg mészmentes sziklákon lelhető.

***Lophocolea minor* Nees** 04002/MB, vízáztatta sziklafalon, *Neckera besseri* társaságában.

Cirkumboreális faj. Nálunk a Transdanubiai- és Magyar Középhegységi flóratartományban élő, az Alföldön ritkán előforduló növény.

***Metzgeria furcata* (L.) Dum.** 04002/MA, 04002/VA, vízáztatta sziklafalon élő mohagyepék (*Neckera besseri*) felületén.

Cirkumboreális faj. Nálunk a hegy- és dombvidékeken gyakori.

***Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dum.** 04002/AC, vizes sziklán.

Cirkumboreális, elsősorban a hegyvidékeinken elterjedt faj. Síkvidéken csak a Duna forrásainál él.

## **Bryophyta (Gyűjtő/Coll.: G. Kis, lelőhelyszám/loc. no.: 04003)**

***Anomodon attenuatus* (Hedw.) Hüb.** 04002/S, vízáztatta sziklafalon.

Cirkumboreális, erdei faj.

***Brachythecium rutabulum* (Hedw.) W. P. Schimper in B. S. G.** 04002/P, vizes sziklán.

Cirkumboreális. gyakori és sokszor tömeges erdei növény.

***Bryum flaccidum* Brid.** 04002/C, vízáztatta sziklafalon; 04002/RB, sziklafalon.

Cirkumboreális faj.

***Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp.** 04002/AH, 04002/FA, vizes sziklán, sziklafalon

Montán cirkumboreális flóraelem, főleg nedves andezitsziklákon él.

***Fissidens bryoides* Hedw. s.str.** 04002/RA, sziklafalon.

Crum & Anderson (1981) az európai szerzőkkel ellentétben tág értelemben, komplexként kezelik ezt a fajt, mégis adnak kulcsot az alá sorolt fajokhoz, aminek alapján a Tarjánka-szurdok növénye szigorú értelemben vett *Fissidens bryoides*.

Cirkumboreális, főleg a hegy- és dombvidékeinken él.

***Fissidens cristatus* Wils. ex Mitt.** 04002/I, 04002/OA, sziklafalon.

Montán, cirkumboreális elterjedésű faj, szubatantikus karakterrel. Elterjedt a hegy- és dombvidékeinken.

***Fissidens minutulus* Sull.** 04002/AA, sziklafalon.

Ez a faj Crum & Anderson (1981) szerint a *Fissidens bryoides* alakkörébe tartozik. A szegregációs kulcsuk, valamint az európai szerzők szerinti értelmezésben fajunk egyértelműen *Fissidens minutulus*.

Montán, cirkumboreális, szubatantikus karakterű flóraelem. Nálunk a középhegységben nyirkos sziklákon, szurdokokban élő növény.



***Fissidens taxifolius* Hedw.** 04002/Q, sziklafalon.

Cirkumboreális flóraelem, hegy- és dombvidéki erdeinkben gyakori növényfaj.

***Mnium marginatum* (With.) P. Beauv.** 04002/O, sziklafalon. **Új a Mátra flórájára!**

Európában, Grönlandon, a Kaukázusban, Szibériában, Észak-Amerikában (Smith 1978), de Mexikóban és Guatemalában is (Koponen 1979), Észak-Afrikában, valamint a Közel-Keleten is él (Koponen 1980). Árnyékos, nedves sziklákon, sziklarepedésekben, szurdokvölgyekben található.

***Neckera besseri* (Lob.) Jur.** 0402/D, sziklafalon; 04002/M, 04002/V vízáztatta sziklafalon.

Boros 1968 szerint eurázsiai-mediterrán faj. Si He (1997) a *Homalia* nemzetség revíziója során kulcsot és bélyegeket ad a *Neckera besseri* biztonságos meghatározásához, valamint elterjedési térképet közöl észak-amerikai előfordulásairól. Valószínű, hogy a *Neckera besseri* széles elterjedésű, de mivel bizonyos szerzők tévesen a *Neckera complanata* fiatal példányaként értelmezték, mások a *Homalia trichomanoides*-sel azonosították, így világelterjedési adatai is revízióra szorulnak.

Hegyvidékeinken tömeges, az Alföldön ritka növény.

***Plagiothecium succulentum* (Wils.) Lindb.** 04002/R, sziklafalon.

Cirkumboreális flóraelem. Az egész országban elterjedt, de nem gyakori faj.

***Rhizomnium punctatum* (Hedw.) Kop.** 04002/T, sziklán.

Cirkumboreális elterjedésű. Nedves, árnyékos sziklai, szurdok- vagy forráslápi növény, meszes területeken korhadó fákon vagy égeresek talaján él. Nálunk hegy- és dombvidéki faj.

***Thamnobryum alopecurum* (Hedw.) Nieuwl. ex Gangulee** 04002/A, 04002/K, vízáztatta sziklafalon, 04002/N, vízáztatta sziklarepedésben.

Eurázsiai flóraelem, szubatlanti-szubmediterrán karakterrel. Árnyékos, vízáztatta sziklákon, szurdokokban, sziklarepedésekben élő növény, hegyvidékeinken gyakori.

## **Lichenes (Gyűjtő/Coll.: K. Molnár)**

***Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau,** EGR/4208, fakérgen.

Mátrában gyakori, toxitoléráns, (arktikus) – boreális – mediterrán elterjedésű.

***Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.,** EGR/4214, fakérgen.

Nagyon gyakori a Magyar Középhegységben, viszonylag toxitoléráns, arktikus–mediterrán elterjedésű.

***Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Crombie,** EGR/4217, fakérgen. E kéregtelepű faj előfordulása az irodalom és a hazai zuzmóherbáriumok anyaga alapján **a Mátrára nézve új** annak ellenére, hogy a faj egyébként

nálunk gyakori. Valószínűsíthető, hogy pont a gyakorisága miatt nem fordítottak rá külön figyelmet a korábbi gyűjtők. Tapasztalataink alapján ennek a fajnak a példányait gyakran *Lecanora varia*-ként azonosították. A bizonyító példányok hiánya miatt nem tudjuk revideálni a Mátra zuzmó-flórájában Kiszelyné Vámosi Anna által (1982–83) leközölt *Lecanora varia* példányokat, melyek között feltételezésünk szerint előfordulhat *L. conizaeoides*.

Toxitoleráns, jól tűri a SO<sub>2</sub>-szennyezést, (boreális) – közép-európai – szubmediterrán elterjedésű. Szennyezett levegőjű környezetben újabban erősen terjed.

***Lepraria incana* (L.) Ach., EGR/4221, homokkövön.**

Az Északi-középhegységben szórványosabb, toxitoleráns, boreális – közép-európai – szubmediterrán elterjedésű.

***Parmelia glabrata* (Lamy) Nyl., EGR/4225, fakérgen.**

Gyakori a Magyar Középhegységben, boreális – mediterrán elterjedésű, alföldtől a montán régióig előfordul.

***Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf, EGR/4229, 4230, mohák között.**

Gyakori a Magyar Középhegységben, közepesen toxitoleráns, boreális – mediterrán elterjedésű.

**A Tarjánka-szurdok keleti pereme**, melyen sziklai erdő váltakozik nyílt, forrásokkal áztatott vagy száraz sziklagyepekkel, 250–300 m tengerszint feletti magasságban.

### **Marchantiophyta (Gyűjtő/Coll.: G. Kis, lelőhelyszám/loc. no.: 04003)**

***Frullania dilatata* (L.) Dumort. 04003/C, *Quercus* törzsén.**

Eurázsiai elterjedésű faj. Fakérgék növénye, ritkán mészmentes kőzeten is él. Elterjedt az egész országban.

### **Bryophyta (Gyűjtő/Coll.: G. Kis, lelőhelyszám/loc. no.: 04002)**

***Bryum alpinum* Huds. & With. 04003/A, forrásztatta köves talajon.**

Szubatlantikus karakterű, cirkumboreális, diszjunkt faj (a déli féltekén is él). Nedves, kavicsos talajon, sziklákon, mészben szegény helyeken él. Hegyeinkben, és a Tisza vidéki szikeseken elterjedt

***Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. 04003/D, köves talajon.**

Kozmopolita. Közönséges mészben szegény aljzatokon.

***Grimmia trichophylla* Grev. 04003/G, száraz, nyílt helyzetű kövön.**

Mediterrán karakterű faj. Európában, és a Közel-Keleten, Afrikában a mediterrán vidékektől a kontinens belsejéig terjed (Kenya, Zaire), él Észak- és Dél-Amerikában, Indonéziában, Ausztráliában, Tasmaniában és a Maquarie-szigeteken (Streimann & Klazenga 2002, Muñoz & Pando 2000).

***Hedwigia ciliata* (Hedw.) Ehr. ex P. Beauv. var. *ciliata*** 04003/B, száraz, nyílt helyzetű kövön.

***Hedwigia ciliata* (Hedw.) Ehr. ex P. Beauv. var. *leucophaea* B., S. & G.** 04003/BA, száraz, nyílt helyzetű kövön.

Hedenäs (1994) revíziót végzett az eddig *Hedwigia ciliata*-ként értelmezett komplex svédországi képviselőin, és három taxonra bontotta azt: *Hedwigia stellata* Hedenäs, *H. ciliata* (Hedw.) Ehrh. ex P. Beauv. var. *ciliata*, és *H. ciliata* (Hedw.) Ehrh. ex P. Beauv. var. *leucophaea* B. S. G. A korábbi értelmezésű *H. ciliata* cirkumboreális, diszjunkt faj, ausztráliai és dél-amerikai előfordulásokkal. Hedenäs nyomán azonban revízióra szorult természetesen nemcsak a komplex maga, hanem ennek vonzataként az elterjedési adatok is.

***Hypnum cupressiforme* Hedw.** 04003/DA, köves talajon.

Kozmopolita, mindenféle aljzaton.

***Polytrichastrum formosum* (Hedw.) G. L. Smith** 04003/E, kövön.

Cirkumboreális, diszjunkt faj, előfordul Tasmániában is (Streimann, Klazenga 2002).

### **Lichenes (Coll.: Molnár K.)**

***Aspicilia caesiocinerea* (Nyl. ex Malbr.) Arnold**, EGR/4206, száraz, nyílt sziklán.

Mérsékelt gyakori a Mátrában is, boreális – mediterrán montán elterjedésű, pionír faj.

***Aspicilia cinerea* (L.) Körber**, EGR/4205, száraz, nyílt sziklán.

A Mátrában gyakori, boreális–mediterrán montán elterjedésű.

***Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg.**, EGR/4207, száraz, nyílt sziklán.

Gyakori és elterjedt az Északi-középhegységben, arktikus – mediterrán elterjedésű.

***Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau**, EGR/4209, fakérgen.

A Mátrában eléggé elterjedt, toxitoleráns, (arktikus) – boreális – mediterrán elterjedésű.

***Cladonia fimbriata* (L.) Fr. / *C. chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Sprengel**, EGR/4210, száraz, nyílt sziklán.

***Diploschistes scruposus* (Schreber) Norman**, EGR/4211, 4212, 4213, száraz, nyílt sziklán.

Mérsékelt gyakori a Mátrában, boreális – mediterrán elterjedésű, szubmontán–montán régióban él.

***Hypogymnia physodes*** (L.) Nyl., EGR/4215, 4216, fakérgen.

Nagyon gyakori a Magyar Középhegységben, viszonylag toxitoleráns, arktikus – mediterrán elterjedésű.

***Lecanora muralis*** (Schreber) Rabenh. EGR/4219, száraz, nyílt sziklán.

Nagyon gyakori a Magyar Középhegységben, erősen toxitoleráns, arktikus – mediterrán elterjedésű.

***Lecidea fuscoatra*** (L.) Ach., EGR/4218, száraz, nyílt sziklán.

A Mátrában gyakori, délboreális – mediterrán flóraelem.

***Lepraria incana*** (L.) Ach., EGR/4220, fakérgen.

Az Északi-középhegységben szórványosabb, boreális – közép-európai – szubmediterrán elterjedésű, alföldtől a montán régióig előfordul, toxitoleráns.

***Parmelia caperata*** (L.) Ach., EGR/4222, 4223, *Quercus petraea* kérgén.

Nagyon gyakori a Magyar Középhegységben, közép-európai (szubatlantikus) – mediterrán elterjedésű, alföldtől a montán régióig megtalálható.

***Parmelia conspersa*** (Ehrh. ex Ach.) Ach., EGR/4224, száraz, nyílt sziklán.

Nagyon gyakori a Magyar Középhegységben, boreális – mediterrán elterjedésű, alföldtől a montán régióig megtalálható.

***Parmelia saxatilis*** (L.) Ach., EGR/4226, fakérgen.

A Mátrában elterjedt, arktikus – közép-európai – mediterrán montán elterjedésű.

***Parmelia somloensis*** Gyelnik, EGR/4227, száraz, nyílt sziklán.

Nagyon gyakori a Magyar Középhegységben, (dél)boreális – mediterrán elterjedésű.

***Parmelia tiliacea*** (Hoffm.) Ach., EGR/4228, *Quercus petraea* kérgén.

Gyakori és elterjedt az Északi-középhegységben, (dél)boreális – közép-európai-mediterrán elterjedésű.

***Rhizocarpon distinctum*** Th.Fr., EGR/4232, száraz, nyílt sziklán.

A Mátrában gyakori, boreális – szubmediterrán (– mediterrán montán) elterjedésű, pionír faj.

***Rhizocarpon geographicum*** (L.) DC., EGR/4231, száraz, nyílt sziklán.

A Mátrában elsórtan fordul elő, mérsékelt gyakori az Északi-középhegységben, arktikus – mediterrán elterjedésű.

## Összefoglalás

A Mátrai Tájvédelmi Körzet fokozottan védett területe a Tarjánka-szurdok és peremvidéke. Szerzők először szolgáltatnak bryológiai és lichénológiai adatokat a területről. A szurdokból 6 májmoha-, 13 lombosmoha- és 6 zuzmótaxont, a szurdok peremén 1 májmoha-, 7 lombosmoha- és 17 zuzmótaxont gyűjtöttek össze, melyek közül a *Mnium marginatum* (With.) P. Beauv. és a *Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Crombie újak a Mátra flórájában.

A taxonok listája korántsem teljes, hiszen a területen végzett gyűjtés tájékozódó jellegű volt. A völgy szurdokrészében többnyire cirkumboreális, nálunk főként hegy- és dombvidékeken élő szurdokfajokat találunk. Közülük négy taxon montán jellegű: a *Lejeunea cavifolia* (Ehr.) Lindb., a *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp., a *Fissidens cristatus* Wils. ex Mitt. és a *Fissidens minutulus* Sull., ami a dél-mátrai melegkedvelő tölgyesek közé bevágódott szurdok mikroklimatikus adottságaira hívja fel a figyelmet. A szurdokperemi sziklagyepek mediterrán karakterű növénye a *Grimmia trichophylla* Grev. Valószínű, hogy további gyűjtések még hozhatnak érdekes és fontos eredményeket a terület flóráját illetően.

Érdekes megemlíteni, hogy a szurdokban begyűjtött 6 zuzmófaj közül 5 toxitoleráns. További vizsgálatokat igényel, hogy az innen 6 km távolságban üzemelő hőerőmű vagy egyéb szennyező ágens hat ilyen módon a szurdok flórájára.

### Köszönetnyilvánítás

Szeretnénk megköszönni a Magyar Tudományos Akadémia Támogatott Kutatóhelyek Irodájának és az Eszterházy Károly Főiskolának, hogy lehetőséget teremt kutatócsoportunk működéséhez, továbbá a Bükki Nemzeti Park Igazgatóságának, különösen Szuromi Lászlónak, a Mátrai Tájvédelmi Körzet vezetőjének, hogy engedélyezte a kutatást a fokozottan védett területen.

Szeretnénk köszönetet mondani Lőkös László lichenológus-kurátornak (MTM Növénytára) a zuzmóhatározásban nyújtott segítségéért, valamint Pócs Tamásnak, az MTA rendes tagjának hasznos tanácsaiért és némely határozási eredmény megerősítéséért. Végül köszönjük Vojtkó András botanikusnak, hogy felhívta figyelmünket a terület vegetációjáról készült szakdolgozatra.

### Irodalom

- A Mátra és a Mátraalja kerékpáros- és szabadidőtérképe. Gyöngyös Polgármesteri Hivatal Tourinform Irodája, 2000.
- BOROS, Á. (1968): Bryogeographie und Bryoflora Ungarns. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 466 p.
- CROSBY, M. R., R. E. MAGILL, B. ALLEN & SI HE (1999): A checklist of the Mosses. Missouri Botanical Garden, St. Louis.  
<http://www.mobot.org/MOBOT/tropicos/most/checklist.shtml>
- CRUM, H. A. & L. E. ANDERSON (1981): Mosses of Eastern North America, Vol. 1. and Vol. 2. Columbia University Press, U. S. A., pp. 1–663. and 664–1328.
- FREY, VON W., J.–FRAHM, E. FISCHER & W. LOBIN (1995): Die Moos- und Farnpflanzen Europas. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 426 p.
- HEDENÄS, L. (1994): The Hedwigia ciliata complex in Sweden, with notes on the occurrence of the taxa in Fennoscandia. *Journal of Bryology* 18: 139–157.

- KÁDÁR, K. (1998): A Tarjánka-völgy (Mátra) vegetációja. Szakdolgozat. EKF Növénytani Tanszék, 44 p.
- KOPONEN, T. (1979): A synopsis of Mniaceae (Bryophyta). I. South and Central American taxa. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 46: 155-161.
- KOPONEN, T. (1980): A synopsis of Mniaceae (Bryophyta). IV. Taxa in Europe, Macaronesia, NW Africa and the Near East. *Annales Botanici Fennici* 17: 125-162.
- MUÑOZ, J. & F. PANDO (2000): The world synopsis of the Genus *Grimmia* (Musci, Grimmiaceae). Monographs in the systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, vol. 83 [82?]. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, 133 p.
- ÓDOR, P. (2000a): Új faj a hazai mohaflórában: az *Anastrophyllum hellerianum* (Nees ex Lindenb.) Schust. *Kitaibelia* 5(1): 111-113.
- ÓDOR, P. (2000b): A Kékes Észak Erdőrezervátum mohaflórája és mohavegetációjának jellemzése. *Kitaibelia* 5(1): 115-123.
- ORBÁN, S. & L. VAJDA (1983): Magyarország mohaflórájának kézikönyve. Akadémiai Kiadó, Budapest, 518 p.
- PAPP, B., P. ÓDOR & P. ERZBERGER (1999-2000): Preliminary data about the present Hungarian local populations of rare European Bryophytes. *Studia Botanica Hungarica* 30-31:95-111.
- PATON, J. A. (1999): The liverwort flora of the British Isles. Colchester, Harley Books, 626 p., 314. figs.
- PURVIS, O. W. ET AL. (1992): The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. The British Lichen Society, London, 710 p.
- SCHUMACKER, R. & J. VAÑA (2000): Identification keys to the liverworts and hornworts of Europe and Macaronesia (Distribution & status). Documents de la scientifique des Hautes-Fagnes no 31, 160 p.
- SI HE (1997): A revision of *Homalia* (Musci: Neckeraceae). *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 81: 1-52.
- SMITH, A. J. E. (1978): The moss flora of Britain and Ireland. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, Melbourne, 706 p.
- STREIMANN, H. & N. KLAZENG (2002): Catalogue of Australian Mosses. Flora of Australia supplementary series 17. Australian Biological resources study, Canberra, 259 p.
- VÁMOSI A., K. (1980): A Mátra hegység zuzmóflórája I. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 6: 51-70.
- VÁMOSI A., K. (1982-83): A Mátra hegység zuzmóflórája II. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 8. pp. 63-76.
- VERSEGHY, K. (1994): Magyarország zuzmóflórájának kézikönyve. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 415 p.
- WIRTH, V. (1995a): Die Flechten Baden-Württembergs. Teil 1-2., Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart, 1006 p.
- WIRTH, V. (1995b): Flechtenflora 2. Auflage, Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart, pp. 661 p.

**1. tábla.** Kádár Katalin (1998) szakdolgozatában felsorolt mohafajok jegyzéke

**Table 1.** The list of Bryophyte species mentioned by Kádár, K. 1998 in her diplomawork. (We could not find deposited specimens.)

<i>Amblystegium serpens</i>	<i>Leskea nervosa</i>
<i>Bartramia pomiformis</i>	<i>Metzgeria conjugata</i>
<i>Brachythecium rutabulum</i>	<i>Neckera pennata</i>
<i>Bryum capillare</i>	<i>Plagiochila porelloides</i>
<i>Conocephalum conicum</i>	<i>Plagiomnium cuspidatum</i>
<i>Fissidens cristatus</i>	<i>Plagiomnium undulatum</i>
<i>Frullania dilatata</i>	<i>Plagiothecium curvifolium</i>
<i>Hypnum cupressiforme</i>	<i>Plagiothecium roeseanum</i>
<i>Isothecium viviparum</i>	<i>Thamnobryum alopecurum</i>
<i>Lejeunea cavifolia</i>	

**2. tábla.** Publikált, de bizonyító példány nélküli zuzmóadatok a Tarjánka-völgyből (Vámosi, A., K. 1980, 1982–83)

**Table 2.** Published Lichen species from the Tarjánka valley by Vámosi, A., K. 1980, 1982–83. (We could not find deposited specimens.)

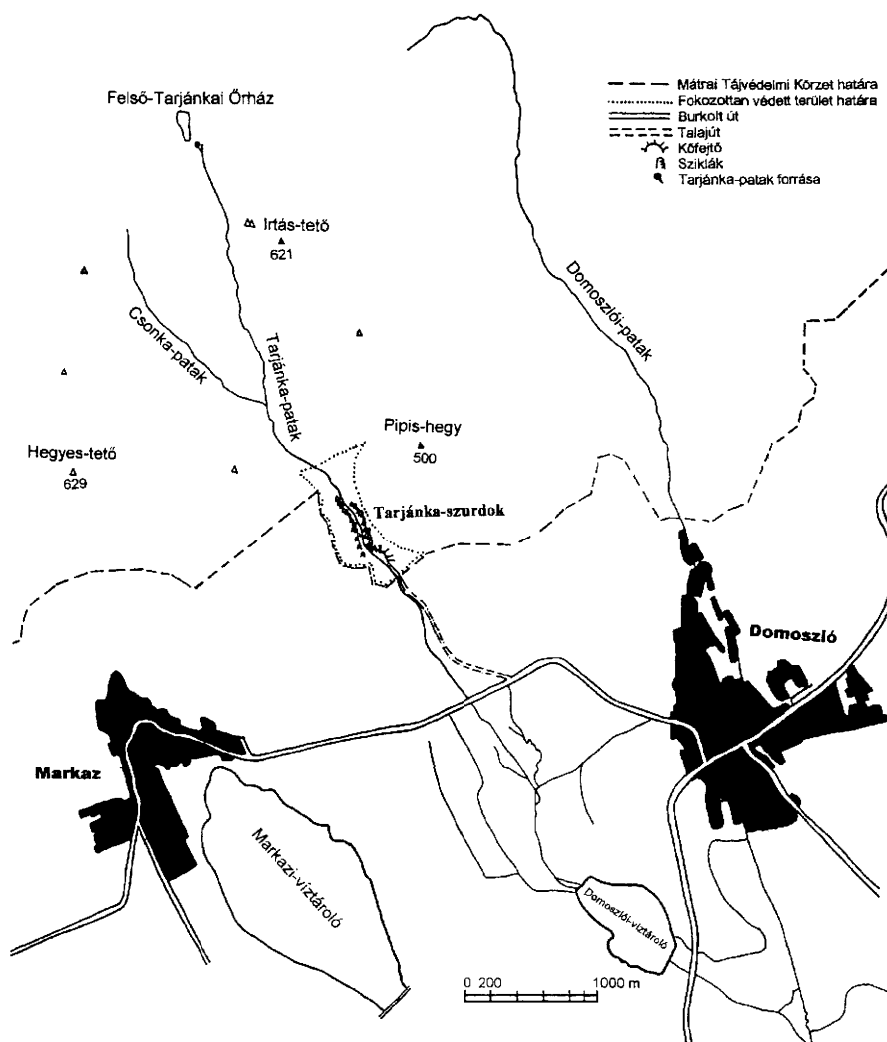
<i>Bacidia inundata</i> (Fr.) Koerb.	<i>Parmelia caperata</i> (L.) Ach.
<i>Buellia disciformis</i> (Fr.) Mudd	<i>Parmelia conspersa</i> ((Ehrh. ex Ach.) Ach.
<i>Candelariella coralliza</i> (Nyl.) H. Magn.	<i>Parmelia glabratula</i> Lamy
<i>Collema auriculatum</i> Hoffm.	<i>Parmelia pulla</i> Ach.
<i>Collema flaccidum</i> (Ach.) Ach.	<i>Parmelia quercina</i> (Wild.) Vainio
<i>Dermatocarpon bachmannii</i> Anders	<i>Parmelia saxatilis</i> (L.) Ach.
<i>Dermatocarpon minutum</i> (L.) Mann. var. <i>complicatum</i> (Lightf.) Th. Fr.	<i>Parmelia scorteia</i> Ach.
<i>Lecanora albesens</i> (Hoffm.) Flk.	<i>Parmelia taractica</i> Krempelh
<i>Lecanora muralis</i> (Schreb.) Rabenh.	<i>Parmelia tinctoria</i> Mah. & Gill.
<i>Lecanora polytropia</i> (Ehrh.) Rabenh.	<i>Pertusaria albesens</i> (Huds.) Choisy & Wern.
<i>Lecanora varia</i> (Ehrh.) Ach.	<i>Physcia ascendens</i> Bitter
<i>Lepraria latebraum</i> Ach.	<i>Rhizocarpon geographicum</i> (L.) DC.

**3. tábla.** Az EKF Növénytani Tanszékének Herbáriumában (EGR) található zuzmók a Tarjánka-völgyből (Kiszelyné Vámosi Anna gyűjtései 1974-ből)

**Table 3.** Lichen specimens from the Tarjánka valley deposited in Herbarium EGR (but not published), collected and identified by Vámosi A., K. in 1974.

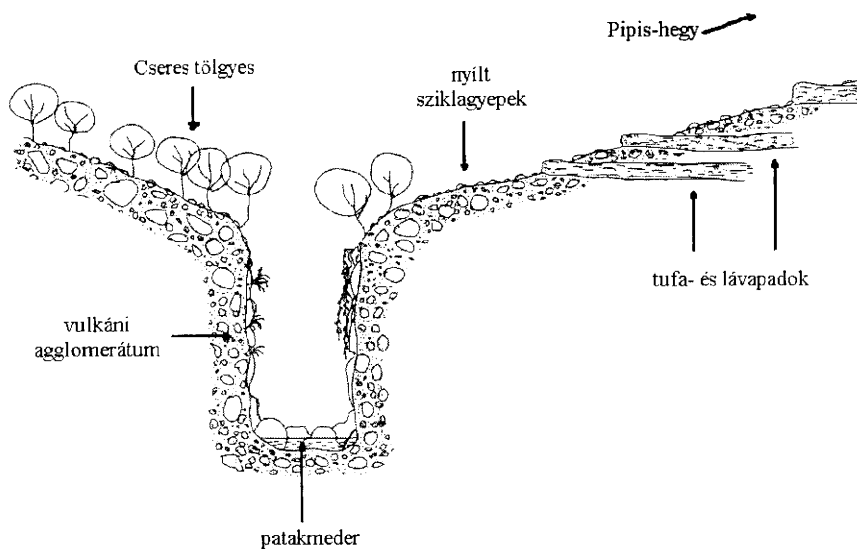
<i>Aspicilia gibbosa</i> (Ach.) Nyl.	<i>Lecidea stigmatea</i> Ach.
<i>Buellia punctata</i> (Hoffm.) Mass.	<i>Lepraria aeruginosa</i> (Wigg.) Sm.
<i>Caloplaca festiva</i> (Fr.) Zw.	<i>Leprocaulon microscopium</i> (Vill.) Gams
<i>Candelaria concolor</i> (Dicks.) Stein.	<i>Parmelia caperata</i> (L.) Ach.
<i>Candelariella medians</i> (Nyl.) Sm.	<i>Parmelia dubia</i> (Wulf.) Schaer.
<i>Candelariella vitellina</i> (Ehrh.) Müll. Arg.	<i>Parmelia laetevirens</i> (Flot.) Rosend.
<i>Cladonia symphylicarpa</i> (Flk.) Arn.	<i>Parmelia loxodes</i> Nyl.
<i>Collema rupestre</i> (Sw.) Rabh.	<i>Parmelia prolixa</i> (Ach.) Nyl.
<i>Crocynia neglecta</i> Nyl.	<i>Parmelia scorteia</i> Ach.
<i>Dermatocarpon minutum</i> (L.) Mann.	<i>Parmelia stenophylla</i> (Ach.) Heug.
<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	<i>Parmelia tinctina</i> Maheau & A. Gillet
<i>Lecanora argopholis</i> (Ach.) Ach.	<i>Physcia sciastra</i> (Ach.) D.R.
<i>Lecanora muralis</i> (Schreb.) Rabh.	<i>Rhizocarpon geographicum</i> (L.) DC.
<i>Lecidea carpathica</i> (Körber) Szat.	<i>Rhizocarpon montagnei</i> Flot. ex Koerb.
<i>Lecidea flexuosa</i> (E. Fr.) Nyl.	<i>Rhizocarpon viridiatrum</i> (Wulf.) Koerb.
<i>Lecidea fuscoatra</i> (L.) Ach.	<i>Stereocaulon nanum</i> Ach.
<i>Lecidea olivacea</i> (Hoffm.) Kbr.	<i>Trapelia coarctata</i> (Sm.) Choisy





1. ábra: A Tarjánka-völgy térképe (A Mátra és a Mátraalja kerékpáros- és szabadidőtérképe alapján)

Fig. 1. The map about the Tarjánka valley (after the Bike-map of the Mátra)



**2. ábra:** A Tarjánka-szurdok metszeti rajza (Kádár K. 1998 nyomán)

**Fig. 2.** The cross section view of the Tarjánka-gorge (After Kádár, K. 1998)

## **Az *Iris aphylla* subsp. *hungarica* (W. et K.) Hegi újabb előfordulása a Zempléni-hegységben**

**Marschall Zoltán**

*Eszterházy Károly Főiskola, Növénytani Tanszék  
H-3301 Eger*

### **Bevezetés**

Az *Iris aphylla* Lam. jellegzetes pontusi-pannoniai flóraelem. A Délkelet-Európában összefüggő populációi szigetszerűvé válnak és ezzel együtt több alfajra különülnek. A Kárpát-medencében és Nyugat-Ukrajnában az *Iris aphylla* subsp. *hungarica* (W. et K.) Hegi előfordulása bizonyított. Hazánkban ez a ritka fokozottan védett taxon a Tokaj-Zempléni hegyvidéken a tokaji Kopasz-hegyen, Bodrogkeresztúr, Mád, Tállya, Abaújszántó és Sátoraljaújhely közelében fordul elő, ahogy az már ismert az 1900-as évek elejétől (Jávorka 1924–1925, Margittai 1928, Soó 1973, Simon 1992). Magyarországon állományai ismertek még a Nyírség, a Cserhát területén, valamint újabban Putnok közelében is.

A bemutatandó újabb lelőhely a Zempléni-hegység Hegyalja kistáján fekszik, Erdőbénye községtől DNY-i irányban, egy kilométerre a település déli határától az úgynevezett Barnamáj-hegy gerincén. A Magyar Természet-tudományi Múzeum Növénytárában megtalálható herbáriumi adatok bizonyítják jelenlétét a szomszédos Vár-hegy és Erdőbényefürdő területén, és mivel az ismert lelőhelyek domborzati és kitettségi adottságai hasonlóak a Barnamáj-hegy vizsgált területéhez, ezért az állomány potenciális előfordulása várható volt.

A Hegyalja DK-i részén található terület része hazánk egyik méltán híres Tokaj-Hegyalja történelmi borvidékének. Itt tehát a szőlőtermesztés a tájképet elsődlegesen meghatározó tényező, ezért az egykori erdős-sztyepp vegetáció helyén jelentős részben szőlőültetvényeket, valamint azok különböző szukcesszionális stádiumában lévő maradványait találjuk.

Az egykori szőlőterületek felhagyását részben történelmi, részben természeti katasztrófa (filoxéravész) eseményei, valamint a művelési szempontból kedvezőbb alacsonyabb tengerszint feletti részek hasznosítására történő áttérés lehetőségei indokolták. Az előbbiekhöz jelentősen hozzájárult az alapközetben kialakult sekély termőtalaj erodálódása.

### Anyag és módszer

2002 júliusában végeztünk flóra- és vegetációtanulmányokat a területen az „Erdőbénye Barnamáj-andezit” védnevű bányaterület ökológiai állapotfelmérés program keretén belül. Ekkor történt az *Iris aphylla subsp. hungarica* vegetatív állapotban lévő töveinek azonosítása, valamint a terület vegetációjának elsősorban természetvédelmi szempontú értékelése (Marschall és Varga 2002). A következő év, 2003 májusában reprodukzív, virágzó egyedekről is sikerült dokumentumot szerezni (Szügyi J. 2004).

### Eredmények

A vizsgálat idején az itt megtalált kb. 35-40 fő *Iris aphylla subsp. hungarica* előfordulását a térségről megjelent szakirodalmi adatok nem említik. A Barnamáj-hegy gerincén előforduló természet szerű gyepek, amelyben a fokozottan védett taxont találtuk, fajkompozíciója alapján az erdős-pusztai rét (*Campanulo-Stipetum tirsae*) növény társulásra emlékeztet. A felhagyott és helyenként jelenleg is művelt szőlőparcellák szegélyében kialakult cserjés mentén keskeny sávban, majd a terület D-i és DK-i oldalán kiszélesedve találjuk az egykori sztyepp vegetáció nagyrészt másodlagosan kialakult gyepeit.

A társulást kijelölő domináns növényként kisebb-nagyobb foltokat alkot a *Festucion rupicolae* és *Festucetalia valesiaceae* cönológiai fajcsoportba tartozó *Festuca rupicola*, *Poa angustifolia*, valamint az *Inula hirta*, *Verbascum phoeniceum*, *Scabiosa ochroleuca*. A tavaszi és nyáreleji időszakban különösen virág gazdag sztyeppréti jellemző fajai a következők: *Rosa gallica*, *Campanula bononiensis*, *Filipendula vulgaris*, *Peucedanum cervaria*, *Adonis vernalis*, *Iris variegata*, *Rosa gallica*, *Pulsatilla* sp. A vegetatív állapotban történő pontos faji azonosítást nem tudtuk elvégezni, közlése ezért nemzetség (*Pulsatilla* genus) szintű.

A vizsgált rész legértékesebb növényfaja a vegetatív állapotában azonosított, kiemelten védett magyar nőszirm képviseli a terület tényleges botanikai és természetvédelmi értékét.

A kontinentális flóraelmekben gazdag, sávszerűen húzódó erdős-sztyeppréti jellegű növény társulást erősen degradált vegetációs egységek szegélyezik. Ezekben számos olyan faj található, mely erős kompetíciós képességgel, stressztoleranciával bír, így ezek agresszív terjedése a jövőben veszélyeztetheti a botanikai értékeket képviselő fajok élőhelyét.

A nitrogénban és humuszban szegény kőzetmáladákon jelentős részben siskanádtippanos gyepek (*Calamagrostietum epigeii*), valamint az egykori parcellák határában kisebb-nagyobb áthatolhatatlan töviskes cserjések (*Pruno spinosae-Crataegetum*) alakultak ki, melyek közvetlenül érintkeznek az általunk kiemelten vizsgált szárazgyeptársulással. A cserjésekkel részben keverve, helyenként önálló maradványfolt-mozaikokat alkotnak a melegkedvelő tölgyesek (*Corno-Quercetum*) növényfajai.

A területet legnagyobb részét a *Calamagrostis epigeios* kiterjedt gypjei borítják (*Calamagrostietum epigeii*). A táj arculatát is tulajdonképpen ez a növényfaj határozza meg. Az erős kompetíciós képessége, valamint igen hatékony szaporodási stratégiája következtében főleg a szárazabb területeken vagy a lombkoronaszt hiánya miatt kiszáradó termőhelyeken állományai állandósultak akadályozva a visszaerdősülést és az eredeti sztyepp növényzet visszatelepülését.

Fajkészlete szegényes, összefüggő szövedéket alkotó állományát csak helyenként törik meg főleg gyomfajokból és zavarást tűrő és száraz gyp fajokból álló mozaikok. Ezek közül a *Cirsium arvense*, *Cichorium intybus*, *Carlina vulgaris*, *Tanacetum vulgare*, *Linaria vulgaris*, *Rosa canina* agg., *Rubus fruticosus* agg. említhetők. Az összefüggő tippanosban csak elvétve találjuk meg az eredeti sztyepp vegetációmárványait. Ide sorolhatjuk az *Acer tataricum*, *Campanula bononiensis*, *Dianthus pontederæ* fajokat.

A másik a terület tájképét és növénytakaróját meghatározó nagyobb kiterjedésű egység a melegkedvelő tölgyes (*Corno-Quercetum*) maradványfoltokkal kevert töviskes cserjés (*Pruno spinosae-Crataegetum*). A helyenként áthatolhatatlan társulás az egykor művelt, évtizedek óta felhagyott, valamint a jelenleg is hasznosítás alatt álló szőlő- és gyümölcsös kultúrák parcelláinak határában alakult ki. A fás szárú fajok tömegét a *Prunus spinosa*, *Crataegus laevigata*, *Rosa canina* alkotja. Gyepszintjében, ahol a néhol százszázalékos borítottság fellazul, a nádtippanos zavarástűrő növényeit találhatjuk. A terepbejárás során, már amennyire sikerült behatolni az előbbieken jellemzett növényzeti típusban botanikai és természetvédelmi szempontból egy említésre méltó növényfajt sikerült megtalálni, az egykori erdős-sztyepp vegetáció szegélycserjéseit alkotó törpemandula *Amygdalus nana* néhány sarját.

## Összegzés

A rövid tanulmány elsősorban dokumentálni kívánja az *Iris aphylla* subsp. *hungarica* előfordulását az Erdőbénye közelében fekvő Barnamáj-hegy gerincén.

**Felhasznált irodalom**

JÁVORKA, S. (1924–1925): Magyar Flóra. Studium, Budapest.

MARGITTTAI, A. (1928): Az *Iris hungarica* (W. et K.) újabb termőhelyei. MBL. XXVII. 17–18.

MARSCHALL, Z.–VARGA, J. (2002): Az „Erdőbénye Barnamáj-andezit” védnevű bányatelek ökológiai állapotfelmérése. Kutatási jelentés.

SIMON, T (1992): A magyarországi edényes flóra határozója – Harasztok – Virágos növények. Tankönyvkiadó, Budapest.

SOÓ, R. (1973): A Magyar flóra és vegetáció rendszertani és növényföldrajzi kézikönyve. V. Akadémiai kiadó, Budapest, 692.

SZÜGYI, J. (2004): Barnamáj-hegy (Erdőbénye, Zempléni-hegység) növényzeti felmérése. Szakdolgozat, Eszterházy Károly Főiskola Növényzeti Tanszék.

## Új adatok az Upponyi-hegység mohafldrájához

Orbán Sándor és Sass-Gyarmati Andrea

*MTA-EKF Bryológiai Kutatócsoport*  
*orban@ektf.hu; gyarmati@ektf.hu*

**Abstract:** New data to the bryophyte flora of Upponyi mountains. *Rhizomnium magnifolium* (Horik.) T. Kop. is new to the Hungarian bryoflora. Other interesting bryophyte species are also listed.

### Bevezetés

Korábban Suba Jánossal több közös kutatásban vettünk részt mint a Növénytani Tanszék tagjai, így feldolgoztuk a Tarnavidék, a Bükk hegység botanikailag érdekes területeit (Bakalár et. al. 1976, 1982/83, Kiszelyné Vámosi et. al. 1989, Marschall et. al. 1991 stb.). Gyűjtöttünk Csernely környékén és az Upponyi-hegység mészkőterületein, ez utóbbinál OTKA pályázat kereteit használva (Suba 1995). Nemrég információ jutott el hozzánk, hogy Upponytól nem messze, már a hegység homokkő területén található egy szakadék, mely geológiai érdekesség, mélységével és számos albarlang üregével. Az interneten látható és turisták által mutatott képeken jól látszik, hogy a mélyben lévő sziklákat és sziklafalakat szinte összefüggő mohaszőnyeg borítja, ezért határoztuk el, hogy mohagyűjtést végzünk, feltételezve, hogy a szélsőséges mikroklíma folytán érdekes fajokra bukkanunk.

A Damasa-szakadék az Upponyi-hegység északkeleti részében, a Láz-bérci Tájvédelmi Körzet területén a Csom-patak völgyének felső szakaszán (N 48°17', E 20° 28') helyezkedik el. Az alapkőzet homokkő, andezit konglomerátummal. A szakadékot tömbös hegycsuszamlás hozta létre mintegy kétszáz évvel ezelőtt. Mélysége a becslések szerint közel száz méter, és az andezit agglomerátum széttöredezése folytán üregek, barlangok keletkeztek, melyek miatt nagyon speciális mikroklímája (a szakadék még máig is ismeretlen mélységében nyáron is 0 °C körüli a hőmérséklet) – kedvez a cirkumboreális elemek előfordulásának.

Jelen cikk a szerzők által 2004 kora tavaszán a Damasa-szakadéban tett rövid kirándulót gyűjtési eredményeit tartalmazza. A májmohák nomenklaturájánál Schumaker et al. (2000), a lombosmoháknál Frahm (1995) és Smith (1997, *Hypnum*) munkáját vettük alapul. A herbáriumi bizonyító példányok az Eszterházy Károly Főiskola Herbáriumában (EGR) találhatók.

### Új és érdekes mohafajok

A szakadék legmélyebb részén, ahol állandóan érezhető a hűvös levegő kiáramlása, nagy gyepeket alkot a *Rhizomnium magnifolium*, melyet már a terepen felismertünk, és a mikroszkópos vizsgálat igazolta is feltételezésünket. A faj új a hazai flórában, hiszen első szerző korábbi revíziójában nem szerepel (Orbán 1974, 1975), és későbbi munkákban sem lelhető fel. A hazai flórában a *Rhizomnium*-ok közül a *R. punctatum* fordul elő, mely nedves, patak menti és erdei helyeken, sziklákon és korhadó fán aránylag gyakori. Mivel a két faj habitusra igen hasonló egymáshoz, az alábbiakban megadjuk elkülönítő határozókulcsukat.

### Határozókulcs a magyarországi *Rhizomnium* fajokhoz:

1. A szárnak csak az alsó részén vannak vastagabb vörösesbarna színű gyökérszőrök, a levélszegélysejtek a levél közepén 3-4 rétegűek, a levélcúcsi részben a levélsejtek prozenchimatikus alakúak.

.....*R. punctatum*

2. A száron a vastagabb gyökérszőrökön kívül vékonyabb és rövidebb, halványbarna színű gyökérszőrök is jelen vannak, melyek a szár felszínét beborítják, a szegélysejtek a levél felső részétől a levél közepéig egysejtrétegűek, a levélcúcsi sejtek téglalap alakúak.

.....*R. magnifolium*

A *R. magnifolium* (Horik.) T. Kop. boreális flóraelem. Európában hosszú ideig *Mnium punctatum* var. *elatum* Schimp. volt ismert. Könnyen összekeverhető a *R. punctatum*-mal, melynél viszont hiányoznak a vékonyabb halványbarna gyökérszőrök. Európai előfordulási helyei: Fennoskandinávia ill. az emellett lévő észak-orsz területek, és Közép-Európa oroboreális klímájú (lucfenyves zónával rendelkező) hegységei (Koponen, 1980).

*Schistidium boreale* Poelt. Ritka európai montán faj, hazai elterjedése nem tisztázott. Boros (1968) könyvében f. *laxum* Poelt néven szerepel, Zempléni-hg., Bükk hg., Kőszegi-hg. elterjedéssel, az Orbán–Vajda (1983) határozóban (subsp. *gracile* néven) nincs megadva elterjedési adata. Könnyen megkülönböztethető a többi *Schistidium* fajtól vékony ágai és



karcsú termete folytán, valamint a levélháton és a háti levélén található feltűnő, kúpos papillák segítségével. Függőleges, árnyas homokkőfalakon él a szakadéokban.

*Taxiphyllum densifolium* (Broth.) Reim. Boros (1968) szerint kárpát-kaukázusi faj, hazánkban ritka, reliktum jellegű. Az Upponyi-hegységben előfordulása új adat. Általában árnyékos andezit, porfirit, homokkő és mészkősziklákön él, a Damasa-szakadéokban árnyas homokkősziklákön gyűjtöttük. Szurdokerdők jellegzetes faja.

### A szakadéokban található mohák felsorolása:

#### Májmoshák:

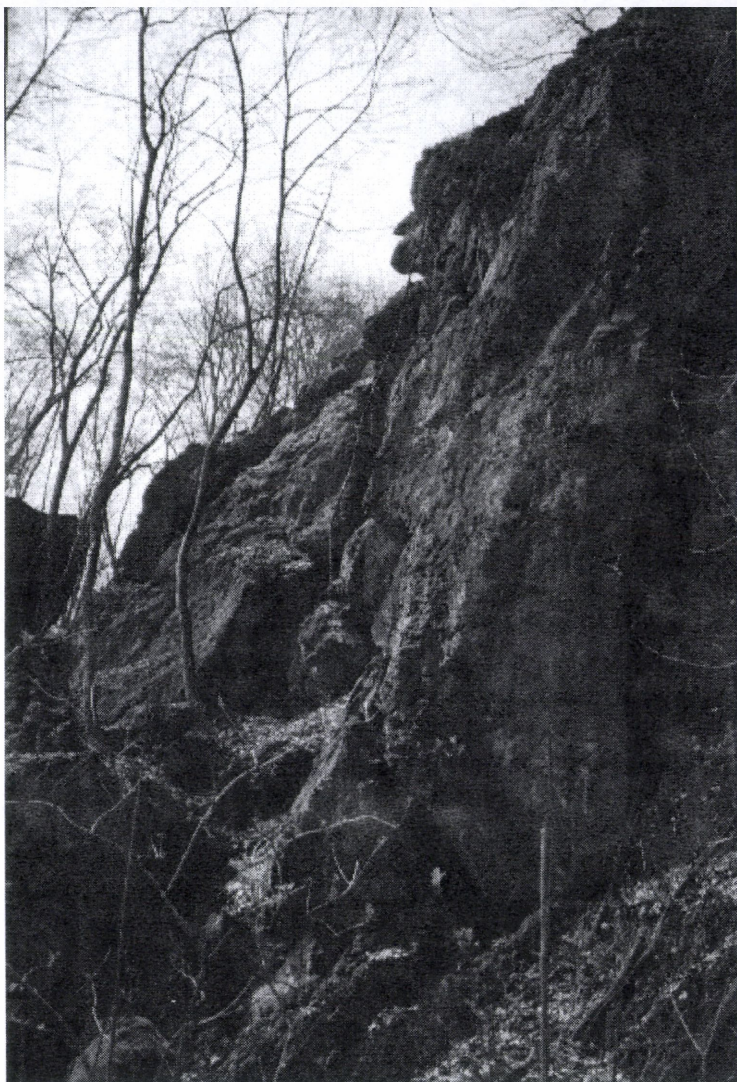
**Metzgeriaceae** Klinggr. – *Metzgeria furcata* (L.) Dum. – szikláról.  
**Plagiochilaceae** (Jörg.) K. Müll. – *Plagiochila porelloides* (Torrey et Nees.) Lindenb. – szikláról. **Lophocoleaceae** (Jörg.) Vand. Bergh. in Robyns – *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. – korhadékról.

#### Lombosmoshák:

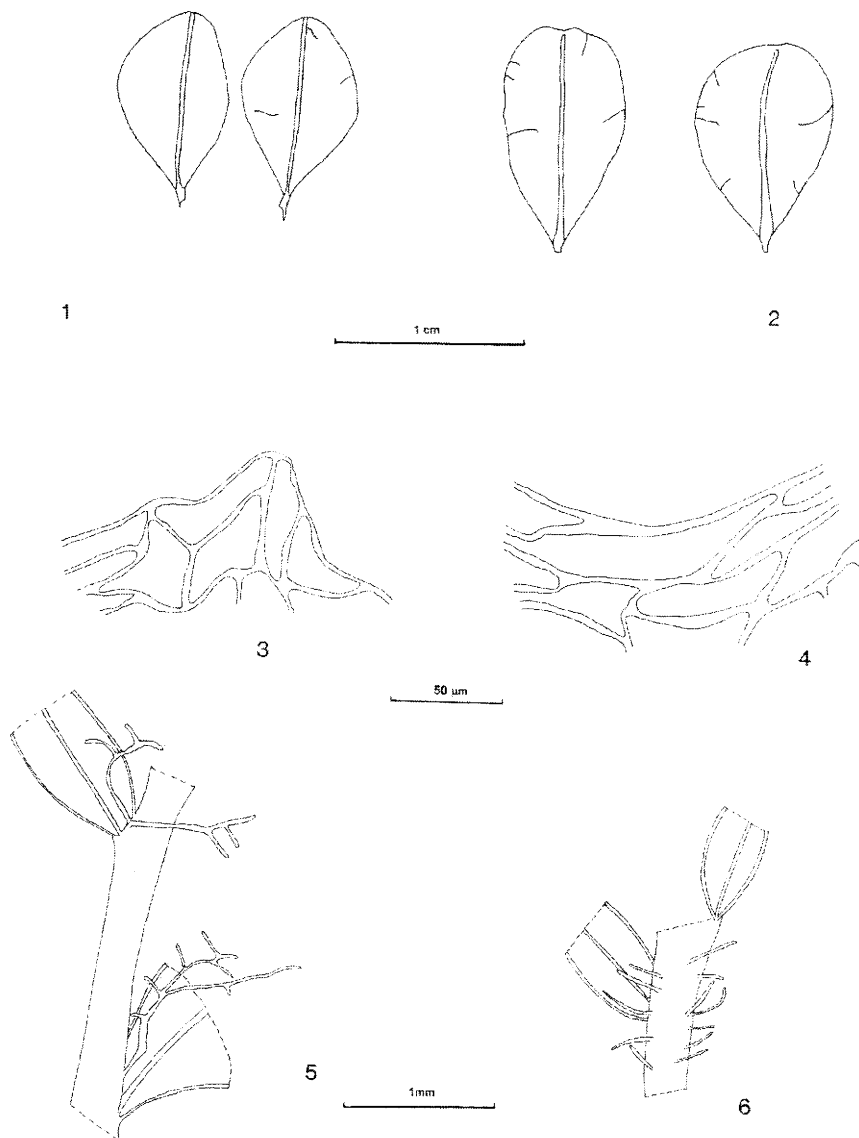
**Polytrichaceae** C. Müll. – *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. var. *undulatum* – talajról. **Ditrichaceae** Limpr. – *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. – szikláról. **Dicranaceae** C. Müll. *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske – korhadó fáról, *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp. – szikláról. **Pottiaceae** C. Müll. – *Tortula subulata* Hedw. – szikláról., *Didymodon rigidulus* Hedw. – szikláról. **Grimmiaceae** B.S.G. – *Schistidium boreale* Poelt. (syn: *Schistidium apocarpum* (Hedw.) B.S.G. ssp. *gracile* (Roehl.) Meyl.) – szikláról, **Bryaceae** C. Müll. – *Pohlia cruda* (Hedw.) – Lindb. szikláról, *Bryum subelegans* Kindb. (syn.: *B. flaccidum* Brid.) – szikláról. **Mniaceae** C. Müll. – *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) Kop. – szikláról., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) Kop. – korhadó fáról, *Rhizomnium magnifolium* (Horik.) T. Kop. – szikláról. **Neckeraceae** B.S.G. – *Neckera complanata* (Hedw.) Hüb. – szikláról., *Homalia trichomanoides* (Hedw.) B.S.G. – szikláról. **Thuidiaceae** Kindb. – *Anomodon attenuatus* (Hedw.) Hüb. – szikláról. **Amblystegiaceae** Roth. *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. – szikláról. **Brachytheciaceae** B.S.G. – *Brachythecium velutinum* (Hedw.) B.S.G. szikláról, *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) B.S.G. – szikláról, *Scleropodium purum* (Hedw.) Limpr. – szikláról, *Isoetecium alopecuroides* (Dubois.) Isov. -szikláról. **Entodontaceae** Kindb. – *Pterygynandrum filiforme* Hedw. szikláról. **Plagiotheciaceae** Fleisch. – *Herzogiella seligeri* (Brid.) Iwats. – korhadó fáról, *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B.S.G. – szikláról, *Taxiphyllum densifolium* (Lindb. ex Broth.) Reim. -szikláról, **Hypnaceae** Fleisch. – *Platygyrium repens* (Brid.) B.S.G. fakéregéről., *Hypnum andoi* A.J.E. Sm. – szikláról, *Hypnum cupressiforme* Hedw. var. *cupressiforme* – szikláról.

**Köszönetnyilvánítás**

A szerzők jelen helyen mondanak köszönetet Nagy Sándorné Erzsikének a terepi gyűjtőmunkában nyújtott segítségéért.



*1. kép. Látkép a szakadékból. (Fotó: Orbán S.)*



1. ábra. 1-2 levelek. 1. *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. Kop. 2. *Rhizomnium magnifolium* (Horik.) T. Kop. 3-4 levélsúcs. 3 *R. punctatum* 4 *R. magnifolium* 5-6 gyökérszőrők. 5. *R. punctatum* 6. *R. magnifolium*.

## Irodalom

- BAKALÁR S.-NÉ, ORBÁN S., PÓCS T., SUBA J., VAJDA L. (1976): Adatok a Tarnavidék mohafldrájához. *Studia Bot. Hung.* 10: 111–114.
- BAKALÁR S.-NÉ, ORBÁN, S., SUBA J., TAKÁCS B. (1982–83): A *Cypripedium calceolus* L. feltárt termőhelyei a Bükk hegységben és környékén. *Fol. Hist. nat. Mus. Matrensis.* 8: 77–92.
- FRAHM JP., FREY W., FISCHER E., LOBIN W. (1995). *Kleine Kryptogamenflora die Moos- und Farnpflanzen Europas.* Gustav Fischer Verlag Stuttgart–Jena–New York: 1–427.
- KISZELYNÉ VÁMOSI A., MARSCHALL Z., SUBA J., ORBÁN S. (1989): A Bükk hegység északi peremhegyeinek florisztikai és cönológiai jellemzése. *Acta Acad. Paed. Agriensis* 19/9: 135–185.
- KOPONEN, T. (1980). A synopsis of Mniaceae (Bryophyta). IV. Taxa in Europe, Macaronesia, NW Africa and the Near East. *Ann. Bot. Fennici* 17: 125–162.
- MARSCHALL Z., ORBÁN S., SUBA J., VOJTKÓ A. (1991): Vegetációtanulmányok a Bükk hegységben. A Messzelátó-hegy, Ördög-hegy növényzete. *Acta Acad. Paed. Agr.* 20: 139–159.
- ORBÁN, S. (1974). A Mniaceae család fajainak elterjedése a Kárpátok és a Kárpát-medence területén. Doktori értekezés, Budapest, ELTE TTK, pp. 1–161.
- ORBÁN, S. (1975). Moos-arealgeographische Studien aus dem Gebiet der Karpaten und Karpatenbecken. III. *Studia Bot. Hung.* 10: 63–109.
- ORBÁN S., VAJDA L. (1983). Magyarország mohafldrájának kézikönyve. Akadémiai Kiadó Budapest. 1–518.
- SCHUMAKER R., VANA J. (2000). Identification keys to the liverworts and hornworts of Europe and Macaronesia (distribution and status). *Document de la Station Scientifique des Hautes-Fagnes* 31: 1–160.
- SMITH, A. J. E. (1997). The *Hypnum cupressiforme* complex in the British Isles. *Journal of Bryology* 19: 751–774.
- SUBA, J. szerk. (1995). Refúgiumterületek géntartalékainak vizsgálata az Északi-középhegységben. *Acta Acad. Paed. Agriensis, Nov. Ser.* 21/Suppl.1.: 1–435.

## **New or little known epiphyllous liverworts, XI. *Otolejeunea subana* sp. nov. from Madagascar**

**Tamás Pócs**

*Department of Botany, Eszterházy College, Eger, Pf. 43, H-3301, Hungary*

The Lejeuneoideae genus *Otolejeunea* Grolle & Tixier was described from Madagascar in 1980, based on *O. moniliata* Grolle. Since 11 other *Otolejeunea* species were described as new or transferred into the genus, a second species from Madagascar, 5 from Southeast Asia (of which 2 proved to be synonyms), 2 from New Guinea, 1 from Australia, 1 from New Caledonia and 1 from Brazil. The new *Otolejeunea subana* Pócs described here raises the number of recognized *Otolejeunea* species to 11 and the number of endemic species known from Madagascar to 3. The new species belongs to subgenus *Allorgella* and seems to be related to *O. rabenorii* Tixier from Madagascar and a less extent to *O. semperiana* (Gottsche ex Steph.) Grolle from Southeast Asia. From both species differs by its shape of the perianth and of female involucre and also from all other species by its special lobule teeth formation and by its areolation with triangular and intermediate cell wall thickenings.

### **Introduction**

Grolle (1985) summarizes the history of the genus based on the parallel description of the related *Otolejeunea* (Grolle et Tixier in Tixier 1980) and of *Allorgella* (Tixier 1980) in the subfamily of Lejeuneoideae within the family of Lejeuneaceae. The type species of the genus *Otolejeunea* is *O. moniliata* Grolle from the Marojezy Massif of northern Madagascar. *Allorgella* Tixier contained 4 new species, with the type of *A. hoana* from Vietnam. Grolle (1985) unified the two genera, considering *Allorgella* only as a subgenus within *Otolejeunea* and describing a new species of this subgenus, *Otolejeunea zantenii* Grolle. Transferred *Prionolejeunea semperiana* Gottsche ex Steph. into the genus *Otolejeunea* and synonymised *Allorgella changiana* Tixier with it. At the same time Grolle described an

other subgenus under the name of *Phoxolejeunea*, with a new species, *Otolejeunea streimannii* Grolle. Thiers (1992) added the new *Otolejeunea australiensis* from Queensland and Tixer described *Otolejeunea rabenorii* from Madagascar and *Allorgella schnellii* from Brazil (Tixer 1988, 1991). Zhu & So (1997) recombined the Brazil species, as *Otolejeunea schnellii*, which was confirmed and fully described and illustrated by Grolle and Reiner-Drehwald (2000). Zhu & So (1998) described *Otolejeunea philippinensis* from the Philippines and synonymized *O. noerteana* (Tixer) J.J. Engel & B.C. Tan with *Otolejeunea semperiana* (Gottsche ex Steph.) Grolle. Finally Grolle and Reiner-Drehwald (2000) provided a key to the 10 hitherto known species.

According to Grolle (1985) the main characters of the genus *Otolejeunea* are the flat perianth with two giant, inflated ears, the one sided innovation of *Pycnolejeunea* type, the hypostatic male branch with only 1(-2) underleaves at its base, the proximal position of hyaline papilla, the leaf lobe and underleaf shape, the two lobed rhizoid initial plate and the evenly incrassated cell walls.

The new species described below possesses all these characters except the evenly incrassated cell walls – it has triangular and sometimes even intermediate thickenings. But this is not a primary character and can develop in most lejeuneaceous groups. I observed trigones also in the cell walls of *Otolejeunea rabenorii* Tixer.

## New taxa

*Otolejeunea subana* spec. nov. (See figures 1-20).

*Otolejeunea rabenorii* et *O. semperianae* similis sed satis differt perianthiis rotunde auriculatis sinu obcordatis, bracteolis breve rotundilobatis sinu angustissimi, bracteis falcatis perianthi 2/3 longis, foliorum lobi brevissime bidentatis. Species nova dedicata ad collegam illustrissimam doctorem Johannum Subam.

TYPUS: Madagascar, Toamasina Province. Mantady Forest Reserve N of Andasibe (Périnet), S 18°50', E 48°28', alt 1030 m., epiphyllous in submontane rain forest. Coll. T. Pócs & A. Szabó 9485/R. Holotypus: EGR.

Pale green shoots 1-1.4 mm wide and 6-8 mm long, creeping or forming small (8–12 mm diameter) patches on living leaves. Stem diameter 50–75 µm, irregularly pinnate, with *Lejeunea* type branches. Stem with two rows of ventral merophytes. Leaves imbricate, spatulate in shape, the leaf bases not covering the stem. Lobe 600–800 µm long and 350–600 µm wide. The antical lobe margin often denticulate (prorate) due to the protruding cross walls of marginal cells. Lobe cells at the middle more or less isodiametric,

hexagonal, 20–25 µm in diameter, with small trigones and here and there with intermediate thickenings.

Lobule ovate-lanceolate, approximately twice as long as wide, 240–350 x 120–180 µm, often only in its lower proximal part, inflated. Lobule cells square or elongate quadrangular, 12 x 12–20 µm. Lobule margin in most cases visible and flat. The obsolete lobule teeth, both reduced at the same level, do not really differ from the other lobule margin cells and are recognizable from their position bordering a small, one cell deep incision, with the ovate or sausage shaped hyaline papilla. The latter is fixed to the proximal inner side of the first tooth and is directed in any side.

Amphigastria are circular, the widest at their middle (10–16 cells), with slightly crenulate margin. Underleaf lobes triangular, 4–6 cells broad at their basis with the same length, ending in one rounded or triangular cell, sometimes tipped by a hyaline papilla. Sinus between the lobes quadrangular, V or U shaped, medium to wide. Underleaf base with bilobed rhizoid initial disc and with an almost straight insertion line. Rhizoids densely develop, short, colorless.

Autoecious. Androecium on short lateral branches or among the sterile leaves of the main stem. Consists of 3–6 pairs of hypostatic male bracts, each with one antheridium. 2–3(–5) amphigastria develop on the lower two third of the male branch. Gynoecium on very short branches near the shoot or branch apex, with one *Pycnolejeunea* type innovation. Female bracts falcato-spathulate with obtuse apex, very unequal and asymmetric shaped, each with a spathulate lobule of about its half length. Bracteole ellipsoidal ovate, about 2/3 length of the bracts, with very short lobes of rounded apices and with a very narrow sinus. Perianth more or less inflated, 1 mm long and 0.75 mm wide on its top, together with the large, rounded ears. The sinus between the ears obcordate. Perianth cells in average 30 x 20 µm, but quickly diminishing towards the upper end of the ears. Seta articulate, when mature, 1000 µm long and 30–50 µm thick. Capsule slightly ellipsoid, 250–300 µm wide and 280–320 µm long with -360 µm long segments.

The new species is dedicated to my old friend, Professor János Suba, bryophysiologist, with whom I spent near four decades together at the Botany Department of Eger College, sharing many nice experiences and adventures, always enjoying his kind help and expertise.

The new species is obviously related to some other members of the *Allorgella* subgenus of *Otolejeunea*. The closest relatives seem to be *O. rabenorii* Tixier in Madagascar and *O. semperiana* (Gottsche ex Steph.) Grolle from the Philippines.

## Discussion

The new species differs well from both related taxa in the following characters:

Smaller in size than both species (shoots of *O. rabenorii* are 1.6, of *O. semperiana* 1.8 mm wide, the stem of *O. rabenorii* is 100  $\mu\text{m}$  and that of *O. semperiana* ca. 80  $\mu\text{m}$  thick).

The lobules of the new species are much longer, ovato-lanceolate in shape, attaining almost the half lobe length while those of the two related taxa are rounded ovate and short ( $1/4 - 1/3$  of lobe length).

Only *O. subana* has among the three species at least obsolete lobule teeth bordering an incision on the distal third of lobule margin. Only this species has elongated ellipsoid female bracteole with very short, rounded lobes.

Only *O. subana* has a perianth with its rounded ears standing so closely to each other, that the sinus between them became obcordate. This feature is unique within the genus. In addition, the perianth of *O. subana*, together with the large ears, is longer than wide while in *O. semperiana* is wider than long. The perianth mouth in *O. subana* is without a beak while *O. rabenorii* has very long beak.

Phytogeographically interesting, that only New Guinea and Madagascar have three species together, being diversity centers of the genus. Then both large islands have an endemic subgenus, Madagascar has the representative of subgen. *Otolejeunea*, while New Guinea has that of *Phoxolejeunea*. Indomalaysia has four species scattered on a much larger area while only one species is known from the Neotropis. Speculating on the evolutionary trends within the genus, I suppose that subgen. *Otolejeunea* with *O. moniliata* bears most of the ancestral characters, like the vitta and the well developed lobular teeth and hyaline papilla. The habitat preference in *O. moniliata* was not specialized yet, occurring on all substrates, while all other species are quite strictly epiphyllous. Then, after losing the ocelli, the evolution took place in two directions. In subgen. *Phoxolejeunea* with *O. streimannii* the acute, long lobule tooth became reduced to a short, roundish cell, but still always present. At the same time evolved the perianth with acute lobes. In the other direction subgen. *Allorgella* has evolved, retaining the rounded auriculate perianth and at the same time the lobule structure was reduced at different levels. Only in *O. subana* and in *O. zantenii* can still recognise the highly reduced lobule tooth, while in the second species the lobule margin starts to be inrolled and the whole lobule reduced. In *O. rabenorii* the lobule teeth disappear but the lobule margin is still visible. By all other species of the subgenus the lobule margin is fully incurved and teeth and papilla reduced together with the whole lobule. If we accept this evolution process, Madagascar and New Guinea retained the most ancient, less reduced types.



### Acknowledgements

The author expresses gratitude towards his colleagues at the Botany Department of Eger College and to Dr. Robert Magill (Missouri Botanical Garden), with whom together we realized the very interesting collecting trip in Madagascar during 1994. He acknowledges with thanks the financial help of the National Geographic Society (USA), sponsoring the trip (Grant No. 5201/94).

### References

- GROLLE, R. (1985): Zur Kenntnis der Lebermoosgattung *Otolejeunea*. *Haussknechtia* 2: 45–56.
- GROLLE, R. & M.E. REINER-DREHWALD (2000): *Otolejeunea* (Hepaticae, Lejeuneaceae) on the neotropics. *Cryptogamie, Bryologie* 21: 101–107.
- THIERS, B.M. (1992): New species of *Cheilolejeunea* and *Otolejeunea* (Hepaticae, Lejeuneaceae) from Australia. *Brittonia* 44: 160–165.
- TIXIER, P. (1980): Deux nouveaux genres de Lejeuneacées *Otolejeunea* Grolle & P. Tx. et *Allorgella* P. Tx. *Nova Hedwigia* 32: 607–622.
- TIXIER, P. (1988): Le domaine lémuro-australasien. Intérêt biogéographique de deux espèces nouvelles. *Nova Hedwigia* 46: 373–383.
- TIXIER, P. (1991): Bryophyta exotica – 9. Quelques Lejeuneacées (Hépatiques) nouvelles pour l'Amérique du Sud. *Candollea* 46: 267–302.
- ZHU, R.-L. & SO, M.L. (1998): A new species of *Otolejeunea* (Hepaticae, Lejeuneaceae) from the Philippines. *Syst. Bot.* 23: 231–234.
- ZHU, R.-L. & SO, M.L. (1997): new record of the genus *Otolejeunea* (Hepaticae, Lejeuneaceae) in subtropical China. *Ann. Bot. Fennici* 34: 285–289.

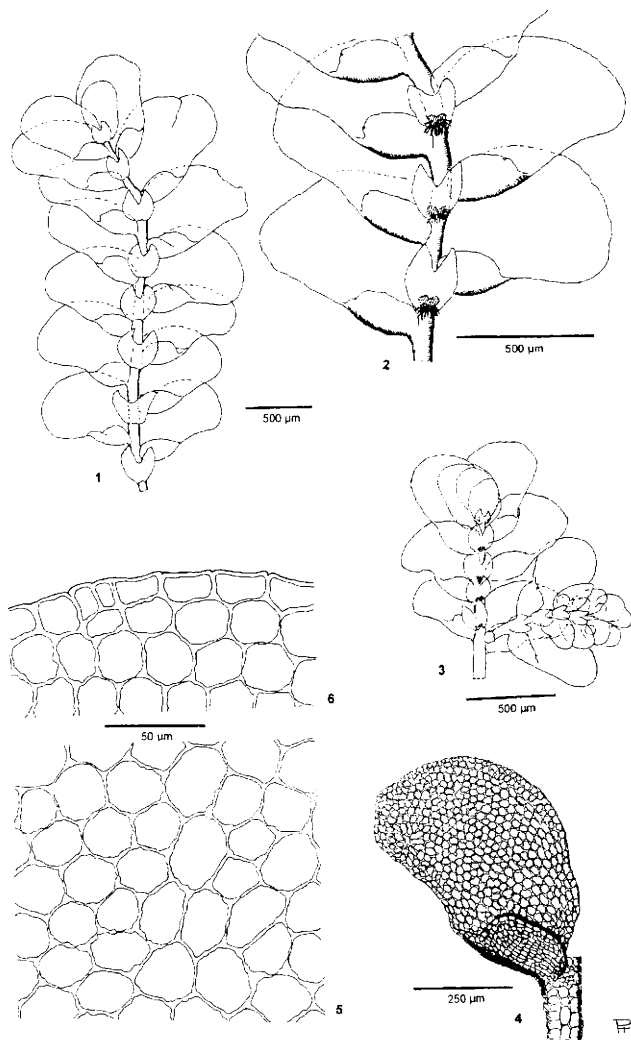


Plate I. *Otolejeunea subana* Pócs. Figs 1-3: habit, ventral view. Fig. 4: one leaf, ventral view. All drawn from the holotype.

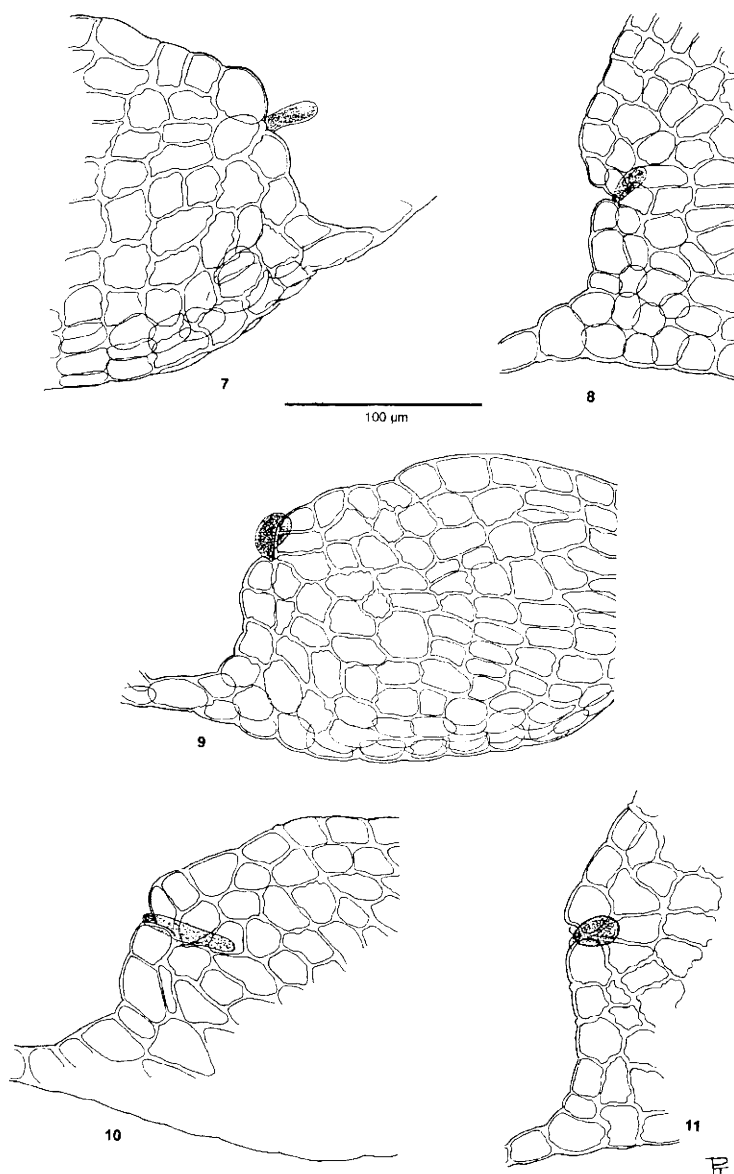


Plate II. *Otolejeunea subana* Pócs. Figs 7-11: Lobules showing the various position of reduced teeth and hyaline papille. All drawn from the holotype.

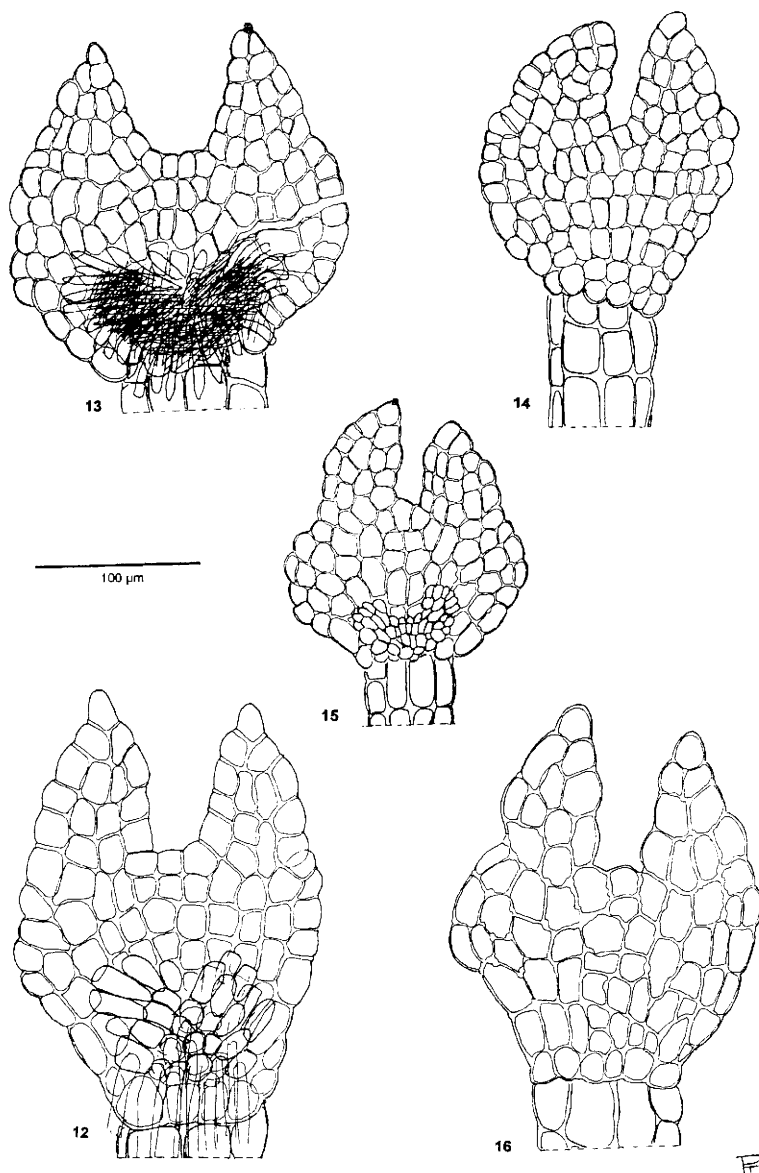


Plate III: *Otolejeunea subana* Pócs. Figs 12-16: Underleaves of the main stem (12-13, 16) and those of the branches (14-15). All drawn from the holotype.

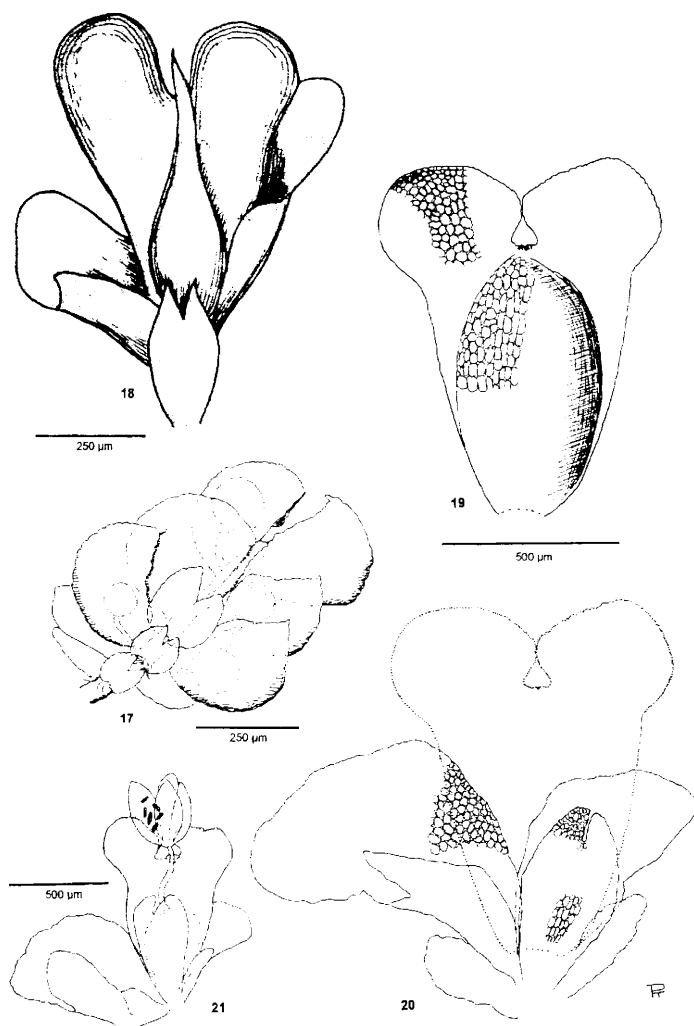


Plate IV: *Otolejeunea subana* Pócs (figs 17, 19-21) and *Otolejeunea rabenorii* Tixier (fig. 18). Fig. 17: male branch of *O. subana*. Fig. 18: Perianth and perichaetial leaves of *O. rabenorii*. Illustration of Tixier (1988, fig. 2/3), magnified to the size comparable with Fig. 19 and 20. Fig. 19: the perianth, fig. 20: the perichaetial leaves of *O. subana*, showing the position of removed perianth. Fig. 21: Hole perichaetium with a mature sporophyte of *O. subana*. With the exception of fig. 18 all drawn from the holotype of *O. subana*.



## **A szilvásvárad Aszaló növényzete**

**Schmotzer András**

*Bükk Nemzeti Park Ig.*

*Eger, 3304, Sándor u. 6.*

*e-mail: schmotzer@bnp.kvvm.hu*

### **Bevezetés**

Ebben a dolgozatban a Bükk hegység északi előterében Szilvásvárad és Nagyvisnyó határában található Dobogó-tető – Aszaló – Muhár-tető vonulat botanikai bemutatását tűztem ki célul, melynek florisztikai és vegetációs feldolgozását 1996-ban kezdtem meg, elsősorban a terület országos védettségre való előkészítése érdekében. Bár a terület florisztikai adatai részben publikálásra kerültek (SCHMOTZER 1997, SULYOK-SCHMOTZER 1999, VOJTKÓ 2001), mégis célszerűnek láttam összegezni megfigyeléseimet a terület egységes bemutatásával. Mint egykori főiskolás diák e dolgozat megírásával szeretném köszöntení Suba Jánost, akinek gazdag munkásságának részét képezi a területhez illeszkedő Tarna-vidék flórájának összefoglalása is (SUBA 1963, 1969). Ne feledjük: „János bácsi” abban az időszakban vállalkozott ilyen munkára, amikor a flóratérképezés még a botanika számkivetetje volt!

### **Anyag és módszer**

A terület florisztikai felmérését 1995-től végzem, a terepbejárásoknál kiegészítő cönológiai felvételezések is készültek a jellemző társulásokból, gyéptípusokból. A felvételezések klasszikus Braun-Blanquet módszerrel készültek (gyéptársulások esetében 2x2 méteres, míg erdőtársulásban 20x20 méteres kvadrátokkal), borításbecslésnél százalékértékek terepi felvételével. A terület 1:10.000-es élőhelytérképét 2000-ben készítettem el. A klasszikus cönológiai kategóriák (pl. égerliget, gyertyános-tölgyes) mellett szükség-szerű volt egyes erősen antropogén élőhelykategóriák megállapítása, ill. térképezése is (pl. „spontán erdők, ill. másodlagos cserjések”, „felhagyott

gyümölcsös” stb.). A gyeptársulások egyes degradációs állapotait is külön egységként tüntettem fel (pl. „félszáraz irtásrét degradált típusa /*Bothriochloa* – *Calamagrostis* typ./”). A bemutatott terület két alegysége (ügymint a xerotherm jellegű domboldalak és a Szilvás-patak menti higrofil élőhelyegyüttes) ismertetését külön adom meg. A nómenklatúra SIMON (2000) munkáját követi.

### Természetföldrajzi jellemzés

Az ismertetésre kerülő közel 185 hektáros terület a Bükk északi előterében, a Szilvás-patak völgyétől nyugat-északnyugatra helyezkedik el. A terület átlagos tengerszint feletti magassága 350 méter, legmélyebb pontját a Szilvás-patak képezi (309 m), míg a Dobogó-tető 418 méter magasságú. Geológiai értelemben igen változatos felépítésű, mely a vegetáció változatosságának meghatározó tényezőjeként is értékelhető. A Bükkre jellemző agyagpala- és mészkőfelszínre a területen nagy vastagságú harmadidőszaki kőzetegyüttes települt. Legnagyobb felszíni kiterjedést a „középső riolittufa” (Tari Dácittufa Formáció) tengeri áthalmozódást szenvedett kőzetei érik el. A tengeráramlatokkal, hullámzással mozgatott anyag homok megjelenésű, amit több bányával is termeltek (pl. Aszalói homokbánya). A tufahomokra, illetve azzal összefogazódva vékonypados mészkő települ (Fertőrákosi Mészkő Formáció v. lajtmészkő), melynek vastagsága a több métert is eléri. A mészkőrétegek 10–20 cm-es padokat formálnak, köztük 5–15 cm-es puha, kötetlen homokos márga van. A dombok legmagasabb térszínén szarmata korú kavics települ, foltokban. A kavicsok anyaga főként kvarc, lidit. A kavicsok legömbölyítettek, 0,5–1,0 és 3–6 cm közötti átmérőjűek, de ritkán a 10 cm nagyságot meghaladó darabokat találhatunk. Valószínűleg foltokban több helyen is megjelenik a pleisztocén lösz. Az Aszalói homokbánya északkeleti falának feltárásában 1,5 m vastagságban láthatjuk. Legfiatalabb kőzetek a Szilvás-patak völgyében felhalmozódott pleisztocén-holocén alluviális üledékek.

A terület klímája a Bükk hegység északi részéhez képest némileg szárazabb és melegebb, melyet a déli-délnyugati kitettségű meredek lejtők tovább fokoznak.

### Eredmények

A terület a Pannóniai Flóratartomány (*Pannonicum*) Északi-közép-hegység (*Matricum*) Borsodi (*Borsodense*) flórajárásába tartozik. A Bükk hegység földrajzi közelsége ellenére a vegetáció jóval nagyobb rokonságot mutat a Heves–Borsodi-dombság, illetve a Bükkhát növényzetével. A terület élőhelytérképét az 1. ábra mutatja.



A terület flórája gazdagnak mondható, eddig 408 edényes növényfajt (köztük 19 védett faj) mutattunk ki, mely a hazai flórának közel 18%-át teszi ki. A terület edényes flóralistáját az 1. melléklet tartalmazza.

Ennek a fajgazdagságnak az okát nemcsak a változatos geológiai, talajtani, mikroklimatikus adottságokkal, hanem a másodlagos szukcesszió által indukált folyamatokkal magyarázhatjuk, azaz még megvannak az eredeti társulások jellemzői is nyomokban, azonban a másodlagos termőhelyek előretörése számos új elem megjelenését és feldúsulását is magában hordozta, illetve hordozza. Az egykori zárt erdőtömb helyén kialakult másodlagos irtásrétek, felhagyott gyümölcsösök koncentrálták azokat a zömmel, hegyláperemi elterjedésű sztyepp- és erdőssztyepp fajokat, melyek előtte esetlegesen csak a tisztásokon, erdőszéleken, erdei lékeken tenyészthettek, jóval kisebb egyedszámban. Bizonyíthatóan némely sztyeppfaj expandálását a pásztormigrációval is magyarázhatjuk, hiszen a korábban jelentős legelő állatállomány vándorlása kimutatható, mind a Bükkalja, mind pedig az Alföld felé (VIGA 1983, 1988, PETERCSÁK 1990).

Az etimológia is a tájhasználati módok rekonstruálására szolgálhat. Maga a terület elnevezése („Aszaló”) egy irtásgazdálkodással kapcsolatos kifejezés (TAKÁCS 1980). Az aszalás során a terület erdeit úgy irtották le, hogy először a fák törzsét bevagdalták, kérgét átvágták, mellyel részben elindították a fák pusztulását, másrészt ezáltal alkalmassá tették az „égetéses” erdőirtásra. Tehát az „aszalás” („aszaló”, „aszalvány”) olyan erdőrészt jelentett, ahol a fákat kiölték, és a száradó fák még a földben maradtak. Ezzel a módszerrel kialakított legelőterületeket aztán már legeltetéssel óvtak meg az ismételt beerdősüléstől. Magával a legeltetéssel a déli márgás kitettségekben fokozódott az erózió is, ami szintén a terület „sztyeppesedéséhez” vezetett.

## 1. A xerotherm élőhelyek ismertetése

Klímaazonális erdőtársulásai a **cseres-tölgyesek** (*Quercetum petraeae-cerris*), illetve a **gyertyános-tölgyesek** (*Querco-Carpinetum*) voltak, azonban ezek az antropogén hatások folytán szinte teljesen eltűntek. Kis kiterjedésű állományaikkal a Dobogó-tető eróziós völgyeiben találkozhatunk. Általánosságban jellemzi állományaikat a felnyíló lombkoronaszint, a gazdag gyeperdő és cserjeszint, mellyel a réti, ill. gyepelemek behatolása is részben magyarázható. A lokálisan értékes erdei fajok közül kiemelhető a következő fajok megléte: *Cephalanthera damasonium*, *Epipactis helleborine*, *Lathyrus niger*, *Potentilla alba*, *Sorbus torminalis*, *Trifolium ochroleucon* stb. A fajkészletet a következő két cönológiai felvétellel mutatom be:

*Gyertyános-tölgyes (Querco-Carpinetum);*

Felvételi hely: Szilvásvár, Dobogó-tető. Felvétel ideje: 1997.08.18. Tszf. magasság: cc. 340-360 méter. Expozíció: K-ÉK. Borítás (A-, B-, C-szint): 1. 88, 3, 10%; 2. 85, 5, 14%; Lejtőszög: 1. 5°; 2. 8°.

**A-szint:** *Carpinus betulus* 4-1-2/4, *Pyrus pyraeaster* 1-2/-; *Quercus cerris* 1-2/-; *Sorbus torminalis* 1/-; *Robinia pseudo-acacia* -/2-3. **B-szint:** *Clematis vitalba* +1/-; *Ligustrum vulgare* +1/+; *Rosa canina* s.l. A/+1; *Corylus avellana* -/1-2. **C-szint:** *Brachypodium pinnatum* 1/2; *Carex tomentosa* +/+; *Cephalanthera damasonium* +/+; *Clematis vitalba* 1/A; *Clinopodium vulgare* +/A; *Cornus sanguinea* +/A; *Crataegus monogyna* +/A; *Cruciata glabra* +1/+; *Euphorbia cyparissias* +/+; *Fragaria vesca* +/A; *Ligustrum vulgare* +/+; *Prunus spinosa* +/+; *Pulmonaria mollis* +/+; *Quercus cerris* +/+; *Rosa canina* s.l. +/+; *Teucrium chamaedrys* A/+; *Viola hirta* +/+1; *Viola sylvestris* A/+; *Agrimonia eupatoria* A/-; *Ajuga reptans* +/-; *Anthericum ramosum* -/A; *Astragalus glycyphyllos* +/A; *Carlina vulgaris* A/-; *Carpinus betulus* +/-; *Cerasus avium* +/-; *Colutea arborescens* A/-; *Convallaria majalis* 1-2/-; *Coronilla varia* +/-; *Corylus avellana* A/-; *Dactylis glomerata* A/-; *Epipactis helleborine* +/-; *Filipendula vulgaris* -/+; *Genista pilosa* A/-; *Mycelis muralis* +/-; *Poa angustifolia* +/-; *Ranunculus polyanthemus* A/-; *Rhamnus catharticus* +/-; *Trifolium campestre* +/-; *Robinia pseudo-acacia* -/+; *Lathyrus niger* -/A.

Északi kitettségekben extrazonális **bükkösök** (*Melitti-Fagetum*) maradványai még megtalálhatók (már a tervezett védett területen kívül, pl. a lénárdaróci Csikorgónál). A bükk térhódítása a területen jóval nagyobb lehetett, amiről a nyugatias expozícióban megjelenő – sokszor tekintélyes méretű – maradvány példányok (Dobogó-tető) és a földrajzi nevek (pl. Bikk-tető, Bikk-forrás) is tanúskodnak. A Dobogó-tető exponált déli, mészkő kibukkanásos lejtőjén **melegkedvelő tölgyes** (*Corno-Quercetum*) kis foltja jelenik meg, melyben együttesen lépnek fel a hegy lábperemi erdőssztyepp zóna jellegzetes fajai: *Anemone sylvestris*, *Campanula bononiensis*, *Colutea arborescens*, *Geranium sanguineum*, *Iris variegata*, *Melica transsylvanica*, *Quercus pubescens*, *Sorbus aria* s.l. stb. A gypsizint fajai jórészt közösek az érintkező félszáraz gyepek fajkészletével. Ennél jóval nagyobb kiterjedésben, üdebb termőhelyeken **elnyíresedett pionír erdők, cserjések** alakultak ki (Bikk-tető, Dobogó-tető, Aszaló). A természetszerű erdők mára jelentősen visszaszorultak, a meglévő állományok viszont jelentősen ki vannak téve olyan degradatív tényezőknek, mint például az akácosodás (pl. Dobogó-tető, Felső-szőlők). A **kultúrerdőket** az akácosok és a telepített feketefenyvesek (Bikk-tető, Kis-Muhár-tető) képviselik. A legelőterületek cserjés vegetációjára jellemzőek a **galagonyás töviskések** (*Pruno spinosae-Crataegetum*); szárazabb viszonyok között, bányaperemeken másodlagos fragmentált **erdőssztyeppcserjések** is megjelennek *Cerasus fruticosa*, *Rosa*

*gallica* fajokkal (*Prunetum fruticosae*). A legeltetés felhagyásával a másodlagos szukcesszió eredményeképpen a töviskes cserjések kiterjedése növekszik, elsősorban a dombtetők többnyire kavicsal borított tetőin, illetve a megmaradt erdőfoltok szomszédságában.

A fátlan területeken jórészt legeltetés volt az uralkodó hasznosítás, a domboldalakon a birkajárások megmaradt eróziós pásztái is tanúskodnak. Már a 100 évvel ezelőtti katonai felmérés térképek fátlan területként jelölik a területet. Az extenzív használati módoknak és az eltérő termőhelyi adottságoknak (pl. alapkőzet, talaj, mikroklíma) köszönhetően a másodlagos irtásrétek számos típusa differenciálódhatott. Ezen irtások vezérnövénye a *Brachypodium pinnatum*, mely az extrém száraz sztyeppréjellegű állományoktól kezdve a mezofilabb, szegélyesedő felhagyott gyümölcsös típusokig konstansan jelentkezik.

Típusos sziklagyepeket – jellemző karakterfajaik hiányában – nem tanulmányozhatunk, azonban az erodált lajtmészkő-kibukkanásokon azokhoz közelítő állományai is megfigyelhetők. Itt a kőmorszákos, sekély termőrétegű déli oldalakon *Carex humilis* és *Chrysopogon gryllus* fajokkal jellemezhető gyepeket találunk, általában ligetes boróka cserjésekhez illeszkedve számos jellemző kontinentális – szubmediterrán flóraelemmel: *Alyssum montanum subsp. montanum*, *Campanula sibirica*, *Echium russicum*, *Hippocrepis comosa*, *Onosma arenaria subsp. tuberculata* (közel 100 töves populáció), *Orchis tridentata* (közel 100 töves populáció), *O. purpurea* (néhány százas populáció), *Pulsatilla grandis* (20 ezer tövesnél nagyobb populáció!), *Teucrium montanum* stb. Ezen nyílt gyepek fajkészletét a következő táblázat mutatja be.

Félszáraz irtásrét – xerotherm típusa (Polygalo-Brachypodietum pinnati „*Carex humilis* – *Chrysopogon typ.*”. Felvételi hely: Szilvásvárad, Aszaló. Felvétel ideje: 1997.08.11. Tszf. magasság: cc. 350 méter. Expozíció: DK. C-szint borítás: 1. 45%; 2. 40%; 3. 55%. Lejtőszög: 1. 30°; 2. 35°; 3. 30°.

Fajnév / kvadrátszám	1	2	3	Fr.	A-D
<i>Festucetalia</i> fajok:					
<i>Carex humilis</i>	2-3	2-3	2	3/3	2-3
<i>Astragalus onobrychis</i>	1-2	+1	+	3/3	+2
<i>Helianthemum ovatum</i>	+1	1	1	3/3	+1
<i>Teucrium montanum</i>	+1	+1	+1	3/3	+1
<i>Seseli osseum</i>	+	+	-	2/3	+
<i>Agropyron intermedium</i>	+	-	-	1/3	+
<i>Dorycnium herbaceum</i>	-	-	+	1/3	+
<i>Hippocrepis comosa</i>	+	-	-	1/3	+
<i>Festuco-Brometea</i> fajok:					
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	+1	1-2	1-2	3/3	+2

<i>Asperula cynanchica</i>	+	+	+	3/3	+
<i>Linum tenuifolium</i>	+	+	+	3/3	+
<i>Thymus glabrescens</i>	+	+	+	3/3	+
<i>Anthericum ramosum</i>	-	+	+1	2/3	+1
<i>Thesium linophyllum</i>	+1	+	-	2/3	+1
<i>Carlina vulgaris</i>	-	+	+	2/3	+
<i>Salvia verticillata</i>	+	+	-	2/3	+
<i>Sanguisorba minor</i>	+	-	+	2/3	+
<i>Agrimonia eupatoria</i>	+	-	-	1/3	+
<i>Salvia pratensis</i>	+	-	-	1/3	+

*Quercetea pub.-petraeae* és *Querceto-Fagetea* fajok:

<i>Brachypodium pinnatum</i>	1-2	1-2	2-3	3/3	1-3
<i>Teucrium chamaedrys</i>	+	+	-	2/3	+
<i>Geranium sanguineum</i>	-	+1	-	1/3	+1
<i>Ligustrum vulgare</i>	-	+	-	1/3	+
<i>Crataegus monogyna</i>	+	-	-	1/3	+
<i>Rosa canina</i> s.l.	-	+	-	1/3	+

*Arrhenatheretea* fajok:

<i>Leontodon hispidus</i>	-	-	+	1/3	+
<i>Pimpinella saxifraga</i>	-	+	-	1/3	+

Egyéb fajok:

<i>Euphorbia cyparissias</i>	+	+	+	3/3	+
<i>Reseda lutea</i>	+	-	+	2/3	+
<i>Echium vulgare</i>	-	-	+	1/3	+

A pannon-szubkontinentális **félszárz gyepek** tipikus állományai kiemelkedő értékét jelentik a területnek (*Polygalo-Brachypodietum pinnati*), mintegy reprezentálva a Heves–Borsodi-dombságra igazán jellemző élőhely-típust. A társulás karakterfajai nagy egyedszámban találhatók meg a területen: *Campanula glomerata*, *Centaurea sadleriana*, *Cirsium pannonicum*, *Cytisus albus*, *Hypochoeris maculata*, *Inula hirta*, *I. ensifolia*, *I. salicina*, *Linum tenuifolium*, *Peucedanum cervaria*, *Polygala major*, *Prunella grandiflora* stb. Szegélyesedő típusaival a nagyvisnyói Felső-szőlők („Daróc”) felhagyott gyümölcsöseiben találkozhatunk. A fiatalabb felhagyású parcellák a másodlagos szukcesszió kezdeti stádiumaiban vannak, ezen állományok vezérnövénye a *Calamagrostis epigeios*, melybe már számos értékes faj is betelepült (pl. *Aster amellus*, *A. linoyris*, *Crepis praemorsa*, *Gentiana cruciata*, *Rapistrum perenne* stb.). A felhagyott gyümölcsösök zárt, szegélyesedő félszárz gyepeinek cönológiai összetételét a következő táblázattal mutatom be.

Félszárz irtásrét (*Polygalo-Brachypodietum pinnati* „typicum”. Felvételi hely: Nagyvisnyó, Felső-szőlők („Daróc”). Felvétel ideje: 1997. 08.11. Tszf.

magasság: 360 méter. Expozíció: 1. K; 2. DK; 3. K-DK. C-szint borítás: 1. 95%; 2. 100%; 3. 95%. Lejtőszög: 1. 5°; 2. 10°; 3. 10°.

	1	2	3	Fr.	A-D
<i>Festucetalia fajok:</i>					
<i>Centaurea sadleriana</i>	+1	+	1-2	3/3	+2
<i>Festuca rupicola</i>	1	+1	1-2	3/3	+2
<i>Dorycnium herbaceum</i>	1	2-3	-	2/3	1-3
<i>Stachys recta</i>	-	1	+	2/3	+1
<i>Onobrychis arenaria</i>	-	+	+	2/3	+
<i>Anthyllis vulneraria</i>	-	-	+1	1/3	+1
<i>Inula ensifolia</i>	-	-	+1	1/3	+1
<i>Aster amellus</i>	-	+	-	1/3	+
<i>Campanula sibirica</i>	+	-	-	1/3	+
<i>Potentilla heptaphylla</i>	-	-	+	1/3	+

*Festuco-Brometea fajok:*

<i>Salvia pratensis</i>	1	1	+1	3/3	+1
<i>Thesium linophyllon</i>	+1	+	+1	3/3	+1
<i>Achillea collina</i>	+	+	+	3/3	+
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	2	+1	-	2/3	+2
<i>Agrimonia eupatoria</i>	-	+	+	2/3	+
<i>Asperula cynanchica</i>	+	+	-	2/3	+
<i>Carlina vulgaris</i>	-	+	+	2/3	+
<i>Seseli annuum</i>	-	+	+	2/3	+
<i>Veronica spicata</i>	-	+	+	2/3	+
<i>Medicago falcata</i>	-	-	1	1/3	1
<i>Prunella grandiflora</i>	-	-	1	1/3	1
<i>Campanula glomerata</i>	-	-	+1	1/3	+1
<i>Bromus inermis</i>	-	+	-	1/3	+
<i>Erigeron acer</i>	+	-	-	1/3	+
<i>Filipendula vulgaris</i>	+	-	-	1/3	+
<i>Galium verum</i>	-	+	-	1/3	+
<i>Hieracium pilosella</i>	-	+	-	1/3	+
<i>Muscari comosum</i>	-	+	-	1/3	+
<i>Orobancha alba</i>	-	-	+	1/3	+
<i>Picris hieracioides</i>	-	-	+	1/3	+
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	-	-	+	1/3	+
<i>Sanguisorba minor</i>	-	+	-	1/3	+
<i>Thymus glabrescens</i>	-	-	+	1/3	+

*Quercetea pub.-petraeae és Querco-Fagetea fajok:*

<i>Brachypodium pinnatum</i>	3-4	3-4	3-4	3/3	3-4
<i>Carex michelii</i>	1	1-2	1	3/3	1-2
<i>Viola hirta</i>	+1	+	+	3/3	+1
<i>Pulmonaria mollis</i>	+	+	+	3/3	+

<i>Cytisus albus</i>	1-2	-	1-2	2/3	1-2
<i>Inula salicina</i>	+	+	-	2/3	+
<i>Orchis purpurea</i>	+	+	-	2/3	+
<i>Carex montana</i>	-	-	2	1/3	2
<i>Trifolium medium</i>	-	1-2	-	1/3	1-2
<i>Lathyrus latifolius</i>	-	+1	-	1/3	+1
<i>Solidago virga-aurea</i>	-	-	+1	1/3	+1
<i>Crepis praemorsa</i>	-	-	+	1/3	+
<i>Hieracium umbellatum</i>	-	-	+	1/3	+
<i>Peucedanum cervaria</i>	-	-	+	1/3	+
<i>Teucrium chamaedrys</i>	-	+	-	1/3	+
	1	2	3	Fr.	A-D

*Arrhenatheretea fajok:*

<i>Briza media</i>	-	+	+1	2/3	+1
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+1	+	-	2/3	+1
<i>Plantago media</i>	1	-	+	2/3	+1
<i>Coronilla varia</i>	-	+	+	2/3	+
<i>Knautia arvensis</i>	+	-	+	2/3	+
<i>Plantago lanceolata</i>	-	+	+	2/3	+
<i>Colchicum autumnale</i>	-	+	-	1/3	+
<i>Leontodon hispidus</i>	+	-	-	1/3	+
<i>Linum catharticum</i>	-	-	+	1/3	+
<i>Trifolium montanum</i>	-	-	+	1/3	+

*Egyéb fajok:*

<i>Calamagrostis epigeios</i>	-	-	+1	1/3	+1
<i>Cerasus vulgaris</i> (cult.)	-	+	-	1/3	+
<i>Euphorbia cyparissias</i>	+	-	-	1/3	+

Északias kitettségben, mészmentes alapközeten nem ritkák a **mészkerülő hegyi rétek** (*Agrostietum tenuis*) sem. Fajai közül kiemelhetők: *Danthonia alpina*, *Euphrasia tatarica*, *Orchis morio* (több százas populáció), *Polygala vulgaris*, *Pulsatilla pratensis* subsp. *nigricans* (1 ponton, cc. 100 töves populáció), *Thymus pulegoides*, *Viola montana* stb. A boróka (*Juniperus communis*) társulástani szerepe kettős a területen, mind az erősen meszes, délies kitettségű, sztyepprétekhez közelítő állományokra, mind pedig a mészkerülő gyeptípusokra jellemző, konstans faj.

Sajnos a terület száraz gyepterületei, cserjései sok esetben égnek le, mely egyes érzékenyebb fajok visszaszorulásához vezethet (pl. kosborok), de terepi tapasztalatom szerint egyes fajok előretörésében is szerepet játszik (pl. *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*).

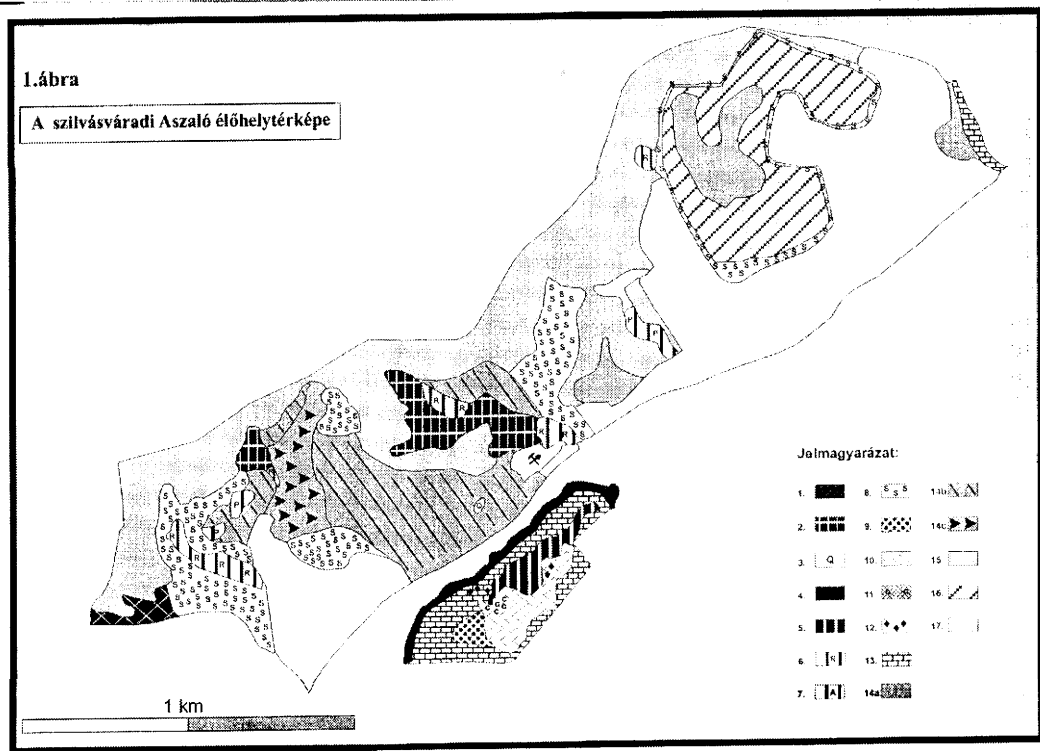
## 2. A higrofil élőhelyek ismertetése

Külön egységet képez a védelemre tervezett terület Szilvás-patak menti alegysége. A területet vegetációjának kialakulásában a Szilvás-patak, illetve a mindenkori vízviszonyok voltak a kulcstényezők. Igen értékes vizes élőhely komplexek alakultak ki, illetve maradtak fenn. A fás növényzetet a **patak menti fűzliget** (*Salicetum albae-fragilis*) és az ettől délre húzódó keskeny **égerliget** (*Aegopodio-Alnetum*) képviseli. A fűzligeteket cönológiai szempontból az égerligetek speciális dombvidéki fáciesének tekinthetjük, melyet a sok közös faj is bizonyít. Mindkét erdőtársulás jelentős természetvédelmi jelentőséggel bír. Utóbbi jellegzetes átmenetet mutat az égeres láperdők felé, a pangóvízes foltok megléte miatt, bár a valódi lápi karakterfajok hiányoznak. Lokálisan értékes elemei: *Frangula alnus*, *Impatiens noli-tangere* (fáciesalkotó), *Ribes rubrum subsp. sylvestre*, *Scrophularia nodosa*, *Sium erectum*, *Viburnum opulus* stb. A kedvezőbb vízviszonyok következtében számos mocsárréti, magassásos elem találta meg életfeltételeit az égeresben. Az égerest körülvevő **magassásos mocsárrét** kiemelkedő értéke a *Carex cespitosa*, mely korábban kipusztultnak vélték hazánkban és csak az elmúlt évek intenzív flórakutatásának köszönhetően került elő ismét, elsősorban az Északi-középhegység dombvidéki területéről. Maga a faj itt *Calthion* jellegű, homogén, monodomináns foltokat alkot („*Caricetum cespitosae*”), melyhez magaskórós növényzet illeszkedik. A patakot patakparti magaskórósok kísérik (*Angelico-Cirsietum oleracei*), míg a mélyebb térszíneken lápi magaskórósokhoz (*Filipendulo-Geranietum palustris*) közelítő állományok is megtalálhatóak. A magassásosok és a magaskórósok fajai közül kiemelhetők a következők: *Angelica sylvestris*, *Calamagrostis canescens*, *Carduus crispus*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Cirsium canum*, *C. oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Iris pseudacorus*, *Petasites hybridus*, *Selinum carvifolia*, *Thalictrum lucidum* stb. A magassásoshoz egy degradáltabb nádas (*Scirpo-Phragmitetum*) is csatlakozik, míg a két erdősáv között fajgazdag aszatos kaszálórét ( *Cirsio canifolium-Festucetum pratensis*) is megtalálhatóak, jellegzetes fajkészlettel, pl. *Agrostis stolonifera*, *Carex distans*, *Cynosurus cristatus*, *Colchicum autumnale*, *Holcus lanatus*, *Juncus conglomeratus*, *Molinia caerulea* s.l. stb.

Sajnálatosan az utóbbi években a terület kiszáradása, ezzel elszegényedése folyamatosan zajlik (tavaszi égetések, lecsapoló árkok), melynek következtében az érzékeny higrofil fajok erős visszaszorulása figyelhető meg a területen.

## Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom dr. Vojtkó Andrásnak (EKF Növényteni Tanszék) a folyamatos konzultációkért, illetve a kézirat átolvasásáért, Holló Sándornak (BNPI) és Pelikán Pálnak (MÁFI) a terület geológiai ismereteinek átadásáért.



1. ábra: A szilvásváradí Aszaló élőhelytérképe. Jelmagyarázat:

1. cseres-tölgyes (*Quercetum petraea-cerris*); 2. gyertyános-tölgyes (*Carica pilosae-Carpinetum*); 3. melegkedvelő tölgyes (*Corno-Quercetum*); 4. fűrtölgy (*Salicetum albae-fragilis*); 5. égerfűrtölgy (*Aegopodium-Alnetum*); 6. akácos (*Robinetum cult.*); 7. fekete-fenyves (*Piceetum cult.*); 8. spontán erdők és másodlagos cserjések (*Populus-Betula stod.*; *Prunetaba*); 9. nádas (*Scirpo-Phragmitetum*); 10. magasfűsös (*Caricion gracilis*); 11. gyepes sásos (*Caricetum cespitosae*); 12. patakparti- és lápi magaskórós (*Angelico-Cirsietum*; *Geranio-Filipenduletum*); 13. csonkaszűz kaszálórét (*Cirsio canis-Festucetum*); 14a. felszárazás iránti (*Polygalo-Brachypodietum typicum*); 14b. - - xerotherm típusa (*Carex humilis Chrysopogon typ.*); 14c. - - degradált típusa (*Bolbocichia Calamagrostis typ.*); 15. sovány legelők, cserjések (*Agrostietum tenuis*); 16. felhagyott gyümölcsös (incl. *Calamagrostis epigeios typ.*); 17. kultúrterületek (szőlők, pailagók, kiskertek, bányaterületek, stb.)



**Irodalomjegyzék**

- PETERCSÁK, T. (1990): Az erdő szerepe Észak-Magyarország népi állattartásában. – *Agria* **24**: 279–296.
- SCHMOTZER, A. (1997): Florisztikai adatok a Déli- és az Északi-Bükkből. – *Kitaibelia* **2** (1): 71–74.
- SIMON, T. (2000): A magyarországi edényes flóra határozója. – Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, 846 pp.
- SUBA, J. (1963): Adatok a Tarna-vidék flórájához. – *Acta Acad. Paed. Agriensis* **9**: 253–261.
- SUBA, J. (1969): A Tarna-vidék flórájának kritikai elemzése. – *Acta Acad. Paed. Agriensis nov. Ser.* **7**: 379–413.
- SULYOK, J. – SCHMOTZER, A. (1999): Adatok a Tarna-vidék és a Bükk északi előterének flórájához I. – *Kitaibelia* **4** (2): 367–380.
- TAKÁCS, L. (1980): Irtásgazdálkodásunk emlékei. – Akadémiai Kiadó, Budapest 418 pp.
- VIGA, GY. (1983): To the Ethnoecology of the Bükk-Mountains. – *Ethnographica et folkloristica Carpathobalcanica* (Debrecen) **3**:13–121.
- VIGA, GY. (1988): Legeltetés és pásztormigráció a Bükk hegységben. – in: BEREZNAI, ZS.–VIGA, GY. (szerk.): Fejezetek a Bükk-vidék népi kultúrájából – Néprajzi vidékek Borsod-Abaúj-Zemplén megyében VII. Eger–Miskolc p. 38–48.
- VOJTKÓ, A. (2001): A Bükk hegység flórája. Sorbus Kiadó, Eger 340 pp.

## 1. sz. melléklet:

**A szilvásvárad Aszaló flóralistája / Check-list of the flora of Aszaló near Szilvásvárad**

*Acer campestre* L.; *Acer negundo* L.; *Acer platanoides* L.; *Achillea collina* L.; *Achillea millefolium* L.; *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy; *Agrimonia eupatoria* L.; *Agropyron intermedium* (Host) P. B.; *Agropyron repens* (L.) P.B.; *Agrostis capillaris* L.; *Ajuga reptans* L.; *Allium montanum* F.W. Schm.; *Alopecurus pratensis* L.; *Althaea officinalis* L.; *Alyssum montanum* subsp. *montanum* L.; *Amaranthus retroflexus* L.; *Amygdalus communis* L.; *Anchusa officinalis* L.; *Androsace elongata*; *Anemone sylvestris* L.; *Angelica sylvestris* L.; *Anthemis tinctoria* L.; *Anthericum ramosum* L.; *Anthoxanthum odoratum* L.; *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.; *Anthyllis vulneraria* (L.) subsp. *polyphylla* (Kit.) Nym.; *Arctium lappa* L.; *Arenaria serpyllifolia* L.; *Aristolochia clematidis* L.; *Arrhenatherum elatius* (L.) Presl; *Artemisia campestris* L.; *Artemisia vulgaris* L.; *Asparagus officinalis* L.; *Asperula cynanchica* L.; *Aster amellus* L.; *Aster linosyris* (L.) Bernh.; *Astragalus cicer* L.; *Astragalus glycyphyllos* L.; *Astragalus onobrychis* L.; *Avena sativa* L.; *Ballota nigra* L.; *Barbarea vulgaris* L.; *Berteroa incana* (L.) DC.; *Betonica officinalis* L.; *Betula pendula* Roth.; *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng.; *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B.; *Briza media* L.; *Bromus arvensis* L.; *Bromus erectus* Huds.; *Bromus inermis* Leyss.; *Bromus sterilis* L.; *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth.; *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.; *Caltha palustris* L.; *Calystegia sepium* (L.) R. Br.; *Camelina microcarpa* Andr.; *Campanula bononiensis* L.; *Campanula glomerata* L.; *Campanula patula* L.; *Campanula persicifolia* L.; *Campanula sibirica* L.; *Campanula trachelium* L.; *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic.; *Cardamine pratensis* L.; *Carduus acanthoides* L.; *Carex acutiformis* Ehrh.; *Carex cespitosa* L.; *Carex caryophyllea* Latour.; *Carex digitata* L.; *Carex distans* L.; *Carex hirta* L.; *Carex humilis* Leyss.; *Carex michelii* Host; *Carex montana* L.; *Carex pairae* F. Schultz; *Carex riparia* Curt.; *Carex tomentosa* L.; *Carlina vulgaris* L. (incl. subsp. *intermedia* (Schur) Hay.); *Carpinus betulus* L.; *Centaurea jacea* L.; *Centaurea macroptilon* Borb.; *Centaurea micranthos* S. C. Gmel.; *Centaurea pannonica* (Heuff.) Simk.; *Centaurea sadleriana* Janka; *Centaureum erythraea* Rafn.; *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce; *Cerastium fontanum* Baumg.; *Cerasus avium* (L.) Mönch; *Cerasus fruticosa* Pall.; *Cerasus vulgaris* Mill.; *Cerinthe minor* L.; *Chelidonium majus* L.; *Chenopodium album* L.; *Chondrilla juncea* L.; *Chrysanthemum corymbosum* L.; *Chrysanthemum leucanthemum* L.; *Chrysanthemum vulgare* (L.) Bernh.; *Chrysopogon gryllus* (Torn.) Trin.; *Cichorium intybus* L.; *Cirsium arvense* (L.) Scop.; *Cirsium canum* (L.) All.; *Cirsium eriophorum* (L.) Scop.; *Cirsium oleraceum* (L.) Scop.; *Cirsium pannonicum* (L. f.) Link; *Clematis vitalba* L.; *Clinopodium vulgare* L.; *Colchicum autumnale* L.; *Colutea arborescens* L.; *Conium maculatum* L.; *Consolida regalis* S. F. Gray; *Convallaria majalis* L.; *Convolvulus arvensis* L.; *Cornus mas* L.; *Cornus sanguinea* L.; *Coronilla varia* L.; *Corylus avellana* L.; *Crataegus monogyna* Jacq.; *Crepis praemorsa* (L.) Tausch; *Cruciata glabra* (L.) Ehrend.; *Cruciata laevipes* Opiz; *Cucubalus baccifer* L.; *Cuscuta epithimum* (L.) Nath. subsp. *kotschyi* (Desmoul.) Arc.; *Cydonia oblonga* Mill.; *Cytisus albus* Hacq.; *Cytisus nigricans* L.; *Cytisus ratisbonensis* Schaeff.; *Dactylis glomerata* L.; *Danthonia alpina* Vest; *Daucus carota*

L.; *Deschampsia caespitosa* (L.) P.B.; *Descurainia sophia* (L.) Webb; *Dianthus pontederiae* Kern.; *Diplotaxis muralis* (L.) DC.; *Dipsacus laciniatum* L.; *Dorycnium herbaceum* Vill.; *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott; *Echinops sphaerocephalus* L.; *Echium russicum* J.F. Gmel.; *Echium vulgare* L.; *Epilobium hirsutum* L.; *Epipactis helleborine* Cr.; *Equisetum arvense* L.; *Equisetum fluviatile* L.; *Erigeron acer* subsp. *acer* L.; *Erigeron canadensis* L.; *Eryngium campestre* L.; *Euonymus europaeus* L.; *Eupatorium cannabinum* L.; *Euphorbia cyparissias* L.; *Euphorbia salicifolia* Host; *Euphorbia virgata* W. et K.; *Euphrasia tatarica* Fisch.; *Fagus sylvatica* L.; *Falcaria vulgaris* Bernh.; *Festuca pratensis* Huds.; *Festuca rupicola* Heuff.; *Festuca valesiaca* Schleich.; *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.; *Filipendula vulgaris* Mönch; *Fragaria vesca* L.; *Fragaria viridis* Duch.; *Frangula alnus* Mill.; *Fraxinus excelsior* L.; *Galeopsis pubescens* Bess.; *Galium aparine* L.; *Galium mollugo* L.; *Galium verum* L.; *Genista pilosa* L.; *Genista tinctoria* L. subsp. *elatius* (Koch) Simk.; *Gentiana cruciata* L.; *Geranium robertianum* L.; *Geranium sanguineum* L.; *Geum urbanum* L.; *Glechoma hederacea* L.; *Glechoma hirsuta* W. et K.; *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmbg.; *Gypsophila muralis* L.; *Helianthemum ovatum* (Viv.) Dun.; *Helictotrichon pratense* (L.) Bess.; *Heracleum sphondylium* L.; *Hieracium bauhini* Schult. ex Bess; *Hieracium pilosella* L.; *Hieracium umbellatum* L.; *Hippocrepis comosa* L.; *Humulus lupulus* L.; *Hypericum hirsutum* L.; *Hypericum perforatum* L.; *Hypochoeris maculata* L.; *Impatiens noli-tangere* L.; *Inula britannica* L.; *Inula conyzia* DC.; *Inula ensifolia* L.; *Inula hirta* L.; *Inula salicina* L.; *Iris variegata* L.; *Juglans regia* L.; *Juncus bufonius* L.; *Juncus effusus* L.; *Juniperus communis* L.; *Knautia arvensis* (L.) Coult.; *Koeleria cristata* (L.) Pers.; *Lactuca perennis* L.; *Lactuca serriola* L.; *Lapsana communis* L.; *Lathyrus latifolius* L.; *Lathyrus niger* (L.) Bernh.; *Lathyrus pratensis* L.; *Lavathera thuringiaca* L.; *Lemna minor* L.; *Leonorurus cardiaca* L.; *Leontodon hispidus* L.; *Lepidium campestre* (L.) R. Br.; *Ligustrum vulgare* L.; *Linaria genistifolia* (L.) Mill.; *Linaria vulgaris* Mill.; *Linum catharticum* L.; *Linum tenuifolium* L.; *Lolium perenne* L.; *Lotus corniculatus* L.; *Luzula campestris* (L.) DC.; *Lychnis flos-cuculi* L.; *Lycopus europaeus* L.; *Lysimachia nummularia* L.; *Lysimachia vulgaris* L.; *Lythrum salicaria* L.; *Malus domestica* L.; *Malus sylvestris* (L.) Mill.; *Matricaria maritima* L. subsp. *inodora* (L.) Soó; *Medicago falcata* L.; *Medicago lupulina* L.; *Melampyrum arvense* L.; *Melandrium album* (Mill.) Garcke; *Melilotus officinalis* (L.) Pall.; *Mentha arvensis* L.; *Mentha longifolia* (L.) Nath.; *Molinia caerulea* Mönch s.l.; *Muscari comosum* (L.) Mill.; *Mycelis muralis* (L.) Dum.; *Myosotis arvensis* (L.) Hill; *Myosoton aquaticum* (L.) Mönch; *Nonea pulla* (L.) DC.; *Odontites rubra* (Baumg.) Opitz; *Onobrychis arenaria* (Kit.) Ser.; *Onobrychis viciifolia* Scop.; *Ononis arvensis* L.; *Onosma arenarium* subsp. *tuberculatum* (Kit.) Jáv.; *Orchis morio* L.; *Orchis purpurea* Huds.; *Orchis tridentata* Scop.; *Origanum vulgare* L.; *Ornithogalum pyramidale* L.; *Orobanche alba* Steph.; *Oxalis corniculata* L.; *Pastinaca sativa* L. subsp. *pratensis* (Pers.) Čelak.; *Persica vulgaris* Mill.; *Petasites hybridus* (L.) G.M. Sch.; *Peucedanum cervaria* (L.) Lap.; *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert; *Phleum phleoides* (L.) Karsten -; *Phragmites australis* (Cav.) Trin.; *Picris hieracioides* L.; *Pimpinella saxifraga* L.; *Pinus nigra* Arn.; *Pinus sylvestris* L.; *Plantago lanceolata* L.; *Plantago major* L.; *Plantago media* L.; *Poa angustifolia* L.; *Poa annua* L.; *Poa compressa* L.; *Poa nemoralis* L.; *Poa pratensis* L.; *Poa trivialis* L.; *Polygala comosa* Schuhr; *Polygala*

major Jacq.; *Polygala vulgaris* L.; *Polygonatum odoratum* (L.) All.; *Polygonum aviculare* L.; *Polygonum hydropiper* L.; *Populus tremula* L.; *Potentilla alba* L.; *Potentilla arenaria* Borkh.; *Potentilla heptaphylla* Jusl.; *Potentilla recta* L.; *Potentilla reptans* L.; *Prunella grandiflora* (L.) Scholler; *Prunella laciniata* (L.) Nath.; *Prunella vulgaris* L.; *Prunus domestica* L.; *Prunus spinosa* L.; *Pulmonaria mollis* Wulf.; *Pulsatilla grandis* Wender.; *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. subsp. *nigricans* (Störck) Zamels; *Pyrus communis* L.; *Pyrus pyraister* (L.) Burgsdorf; *Quercus cerris* L.; *Quercus petraea* (Mattuschka) Lieblein; *Quercus pubescens* Willd.; *Ranunculus acris* L.; *Ranunculus cassubicus* L.; *Ranunculus polyanthemos* L.; *Ranunculus repens* L.; *Raphanus raphanistrum* L.; *Rapistrum perenne* (L.) All.; *Reseda lutea* L.; *Rhamnus catharticus* L.; *Rhinanthus minor* L.; *Ribes rubrum* subsp. *sylvestre* (Lam.) Syme; *Ribes uva-crispa* L.; *Robinia pseudo-acacia* L.; *Rosa canina* L. s.l.; *Rosa gallica* L.; *Rosa livescens* Bess.; *Rubus caesius* L.; *Rubus fruticosus* s.l.; *Rubus idaeus* L.; *Rumex acetosa* L.; *Rumex acetosella* L.; *Rumex crispus* L.; *Salix alba* L.; *Salix caprea* L.; *Salix cinerea* L.; *Salvia austriaca* Jacq.; *Salvia nemorosa* L.; *Salvia pratensis* L.; *Salvia verticillata* L.; *Sambucus ebulus* L.; *Sambucus nigra* L.; *Sanguisorba minor* Scop.; *Saponaria officinalis* L.; *Saxifraga bulbifera* L.; *Scabiosa ochroleuca* L.; *Scrophularia nodosa* L.; *Sedum acre* L.; *Selinum carvifolia* L.; *Senecio erucifolius* L.; *Senecio jacobaea* L.; *Serratula tinctoria* L.; *Seseli annuum* L.; *Seseli osseum* Cr.; *Setaria pumila* (Poir.) R. et Sch.; *Setaria viridis* (L.) P.B.; *Silene nutans* L.; *Silene otites* (L.) Wib. subsp. *pseudotites* (Bess) Gräbn.; *Silene vulgaris* (Mönch) Garcke; *Sium erectum* Huds.; *Solanum dulcamara* L.; *Solanum nigrum* L.; *Solidago gigantea* Ait.; *Solidago virga-aurea* L.; *Sonchus oleraceus* L.; *Sonchus palustris* L.; *Sorbus aria* (L.) Cr. s.l.; *Sorbus torminalis* (L.) Cr.; *Stachys annua* (L.) L.; *Stachys germanica* L.; *Stachys recta* L.; *Stachys sylvatica* L.; *Stellaria graminea* L.; *Stenactis annua* (L.) Nees; *Symphytum officinale* L.; *Symphytum tuberosum* L. subsp. *angustifolium* (Kern) Nym.; *Syringa vulgaris* L.; *Taraxacum officinale* Weber ex Wiggers; *Teucrium chamaedrys* L.; *Teucrium montanum* L.; *Thalictrum lucidum* L.; *Thalictrum minus* L.; *Thesium linophyllum* L.; *Thymus glabrescens* Willd.; *Thymus pulegoides* L.; *Tilia cordata* Mill.; *Tragopogon dubius* Scop.; *Tragopogon orientalis* L.; *Trifolium alpestre* L.; *Trifolium campestre* Schreb.; *Trifolium medium* Grufbg.; *Trifolium montanum* L.; *Trifolium ochroleucon* Huds.; *Trifolium pratense* L.; *Trifolium repens* L.; *Trifolium rubens* L.; *Tussilago farfara* L.; *Typha latifolia* L.; *Ulmus minor* Mill.; *Urtica dioica* L.; *Valeriana officinalis* subsp. *officinalis* L.; *Verbascum austriacum* Schott; *Verbascum lychnitis* L.; *Verbascum phlomoides* L.; *Verbascum phoeniceum* L.; *Veronica officinalis* L.; *Veronica austriaca* L. subsp. *teucrium* L.; *Veronica chamaedrys* L.; *Veronica officinalis* L.; *Veronica prostrata* L.; *Veronica spicata* L. (incl. subsp. *orchidea* (Crantz) Hay.); *Viburnum lantana* L.; *Viburnum opulus* L.; *Vicia cracca* L.; *Vicia tenuifolia* Roth; *Vincetoxicum hirundinaria* Medic.; *Viola arvensis* Murr.; *Viola hirta* L.; *Viola montana* L.; *Viola sylvestris* Lam.; *Vitis vinifera* L.

## **Az Aggteleki-karszt növényföldrajzi jellegzetességei**

**Vojtkó András**

*Eszterházy Károly Főiskola Növénytani Tanszék  
Eger*

Az 1997-től 2002-ig tartó időszakban végeztem el az Aggteleki Nemzeti Park területének 1:10 000-es méretarányú vegetációtérképezését. A 20 000 hektáros terület felmérését kiegészítendő, napjainkban is folyik a növénytársulások felvételezése, és az új fitocönózisok leírása. Jelen növényföldrajzi áttekintéssel a 75 éves Suba János tanár urat szeretném köszönteni, aki először vitt el a térségbe és mutatta meg az Esztramos szépségeit még hallgató koromban.

A tágabb, Tornense növényföldrajzi egységet a Magyarország természeti tájainak rendszertani felosztása alapján az alábbiak szerint tagolhatjuk: (lásd még Ujvárosy 1998)

1. Aggtelek–Rudabányai-hegyvidék
  - 1.1. Aggteleki-karszt
    - 1.1.1. Aggteleki-hegység
    - 1.1.2.- Alsó-hegy
  - 1.2. Rudabánya – Szalonnai-hegység
    - 1.2.1. Rudabányai-hegység
    - 1.2.2. Szalonnai-hegység
    - 1.2..3. Bódva-völgy
    - 1.2.4. Putnoki-dombság

Ebből jelen áttekintésben az Aggteleki-karszt jellegzetességeit mutatom be, a teljes terület egy későbbi feldolgozás tárgya lehet. Fontos kiemelni, hogy a csoportosítás nem növényföldrajzi szempontú felosztás, ehhez szükség volna még néhány terület botanikai feldolgozására is. Talán hamarosan elkészül a bükkiehez hasonló, hangsúlyosan a vegetáció prioritásait és a flóra sajátosságait szem előtt tartó összegzés (vö. Vojtkó 2001). A nemzeti park

területén végzett vegetációtérképezés remélhetőleg nagyban fogja segíteni a Tornense egészéről kialakult képünk formálását.

Az újonnan készült fitogeográfiai munkákban ugyanakkor nagyobb szerepet kell kapjanak – a korábbiakkal ellentétben – a vegetáció sajátosságait erőteljesebben kidomborító elvek. Ennek szellemében az új beosztások nem csak a fajok elterjedésén kell, hogy alapuljanak, hiszen elsősorban a növényzet jellegzetességei adják a főbb hasonlóságokat és különbségeket az egyes területek összehasonlításában, a köztük húzódó határok megvonásában. Így Magyarország kontinentális és ahhoz közeli klímájú területein legfőként a makro- és mezoklíma, majd ezt követően az alapkőzet van leginkább hatással a természetes növényzetre.

Részletes jellemzés:

1. Aggtelek–Rudabányai-hegyvidék

1.1. Aggteleki-karszt

1.1.1. Aggteleki-hegység

Határai, felosztása: északon az országhatár, délen az Aggtelek – Égerszög – Terezstenye – Varbóc – Perkupa vonal, majd a Bódva-völgyén északnak, illetve Szögligetnél megtörik és a Ménes-völgyben fordul észak-nyugatnak a terület kontúrja.

Földtan, geomorfológia: a triász képződmények közül is a Szinpetri mészkő és a Wettersteini mészkő kiterjedése a legjelentősebb. Kisebb mozaikokban találunk helyenként dolomitlencsét, máshol Gutensteini mészkő és dolomit, valamint Kampili mészkő borít. Steinhalmi mészkő formáció és foltokban Perkupai evaporit és Szini márga is előfordul. Édesvízi mészkő a Bolyamér-forrásnál alakult ki. Aggteleknél már megjelenik a délebbre nagy területeket borító pannon agyag és pliocén kavics is. A területet nyugat-kelet irányban kettészelő Kecső-patak mentén pedig folyóvízi képződmények fordulnak elő (Less Gy. 1998).

A terület legmagasabb pontja a Fertős-tető (604 m), míg a legmélyebben a Jósua-patak 190 m közeli völgye húzódik. Jósvafő falu 200 m-t alig meghaladó tengerszint feletti magasságban, míg a Ménes-völgy alja 226 m-en található. A terület kelet felé enyhén lejt, átlagos tengerszint feletti magassága 350–500 m között van. Ehhez kapcsolható a formakincs is, amely részben meredek oldalakkal, részben nagyobb kiterjedésű fennsíkyszerű területekkel jellemezhető. Így a völgyek északi és déli kitettségű meredek falai között jelentős klimatikus különbség jöhet létre, és ez a növényzetben is híven tükröződik. A nagyobb völgyrendszerek (Szelce-völgy, Ménes-völgy, Jósua-völgy) meghatározó szerepűek a növényzeti kép formálásában. A fennsíkok pedig magasságukat meghazudtoló módon (500–600 m között) montán élőhelyszigetekként jelentkeznek, a középhegység magasabb régiói-

nak megfelelő flórának otthont adva. Markánsan uralja a területet a Ménes-völgy alsó szakasza és a Vár-völgy észak-dél irányú része is.

Vízhálózata igen gazdag, legjelentősebbek a Jósva és a Ménes-patak. Ezeken túl nevezetes a Kecső-, Tohonya-, Kajta-patak és a Jósvába torkolló kis vízfolyások: Kis-kopolya, Csermely-kút, Bolyamér, Szövetény-patakok. Állóvízzel is találkozhatunk, Aggteleken 2 tó is van, illetve a két falu között találjuk a Vörös-tavat, míg Jósvafőn a mesterségesen kialakított Tenger-szem-tavat.

## Növényzet

### Zonális társulások

A térség, tengerszint feletti magasságából adódóan, a tölgyesek zónájába tartozik: átlagosan 350 és 500 méter között váltakozik. A korábbi jellemzések szerint (Varga és mtsai 1998) sajátosan kis kiterjedésű a cseres-tölgyesek (*Quercetum petraeae-cerris*) területe, helyette inkább melegkevelő (*Corno-Quercetum*) és gyertyános-tölgyesek (*Carici pilosae-Carpinetum*) találhatók. A térképezés során megerősítést nyert az előbbi megállapítás, azzal a finomítással, hogy nem általánosítható az egész területre, hiszen nagy kiterjedésű cseres-tölgyesek fordulnak elő, pl. a Holt-Kút-tető és Mézna-tető déli oldalain is. Valószínűleg az Aggtelektől északra eső Poronya-tető, Baradla-tető, Galya-tető stb. vonulat déli oldalain azért nem találjuk meg az említett zárt cseres-tölgyeseket, mert mindannyi lakott településhez közelebb levő terület, és így korábban ki volt téve az erdőhasználat átalakító hatásának. Ezért ezeken az említett területeken csupán a melegkedvelő tölgyest (*Corno-Quercetum*) találjuk meg, illetve a déli gerinceken még azt sem. A történeti kutatások is megerősítik, hogy a cseres-tölgyesek termőhelyeit, állományait megszüntették az erdészeti és megélhetési tevékenységek miatt. Így ezen dombok (hegyek) déli oldalain a legeltetés, illetve a szőlő- és gyümölcsstermesztés felhagyását követő néhány évtized utáni állapotot találhatjuk. Ezzel magyarázható a cseres-tölgyeseknek a vegetációtérképen kirajzolódó mintázata. Ehhez hozzájárul még, hogy a terület erdeinek letermelését követően a déli expozíciójú lejtők erősen kopárosodtak, valamint az akkor már fátlan dombok esetleges legeltetését sem tudjuk kizárni, hiszen a hatása fellelhető. A mostani vegetációkép, tehát az egykori erdőhasználatról is tanúskodik, mivel a településektől távolabbi hasonló termőhelyeken zárt tölgyeseket lehet térképezni, ezzel szemben a falvak határában szinte a visszatelepülés stádiumában van az erdő. Ezeket támasztja alá Nagy (2003) tájtörténeti összegzése is. Ennek szellemében az alábbi cseres-tölgyes típusokat lehetett elkülöníteni: igen gyakori a *Ligustrum* típus, egyes helyeken a *Melica uniflora*, néhol a *Carex montana*-s, de ritkábban a *Brachypodium pinnatum* és *Festuca heterophylla* fäciest is

lehetett jelölni. Növényfajai közül meg kell említeni (a korábbi jellemzésekkel – Varga és mtsai 1998 – ellentétben) a csertölgy (*Quercus cerris*) jelenlétét és az olasz tölgy (*Quercus virgiliana*) szerény térfoglalását. Valódi olasz tölgyet csupán féltucatnyi helyen gyűjtöttem, de hasonló arányban talált Kézdy Pál is korábbi terepbejárásai során (Kézdy szóbeli közlése 1997). Vagyis a tipikushoz közeli állományok lombkoronaszintjében jelen van a csertölgy is (pl. Mézna-tető déli oldala, Közép-hegy gerince), azonban valóban nem olyan arányban találjuk ezt a fajt, mint azt más tájegység cseres-tölgyeseiben tapasztaljuk. Igen jelentős arányban van *Sorbus torminalis* és a *Sorbus aria* a Haragistryán, valamint nevezetesen a *Sorbus latifolia* előfordulások is. A lágyszárú fajok közül említhető a *Calamintha sylvatica*, a *Hypericum montanum*, néhol a *Waldsteinia geoides* lehet gyakori. Megtalálható még a lombkorona- és cserjeszintben a *Sorbus domestica* és az *Acer tataricum* is (pl. Pitics-hegy).

Gyertyános-tölgyes (*Carici pilosae-Carpinetum*) borítja a térség szinte harmadát, és így a legnagyobb kiterjedésű zonális társulásként említhető. Főleg a völgyekben és a hegyek északi expozíciójú oldalain borít, néhol azonban az expozíciótól függetlenül jelen van, és nem nyomonozható ki, hogy mennyiben erdészeti, mennyiben klimatikus hatás következtében találhatjuk meg abban az összetételben. Aljnövényzetéből jobb fajként említhető az *Actaea spicata*, *Cephalanthera damasonium*, *Cephalanthera rubra*, *Epipactis microphylla*, *Epipactis purpurata*, *Lilium martagon*, *Melittis carpatica* (Hosszú-völgy eleje), *Polystichum aculeatum*, *Ranunculus cassubicus* (Galya-tető északi oldala). Fajkészletből megemlítendő továbbá a *Ranunculus lanuginosus* (Ciba-völgy, Tilalmas-völgy, Kinizsi forrásbarlang felett), *Waldsteinia geoides* (Ciba-völgy), *Lilium martagon* (Ciba-völgy, Tilalmas-tető) előfordulása. Ezek mellett a Pitics-hegy déli aljában él az *Epipactis microphylla*, *Platanthera bifolia*, *Sorbus torminalis* is. Típusai közül leggyakoribb az *Asperula odorata* és *Melica uniflora*, helyenként *Carex pilosa*, de ritkábban *Carex montana* aljnövényzetű is megtalálható. A korábban *Waldsteinia* típusként a Tornai-karsztról leírt és egyébként elterjedt szubasszociáció (Jakucs és Jurkó 1967) társulásszintre emelkedett *Waldsteinio-Carpinetum* néven (lásd Borhidi 2003). A nehézség abban jelentkezik, hogy sokkal kevésbé különíthető el a terepen, és önálló karakterfaja sincs. A *Waldsteinia geoides* egyébként annyira elterjedt a térségben, hogy ilyen formán a többi társulásból is átnevezhetnénk újakat (pl. *Corno-Quercetum*, *Quercetum petraeae-cerris* stb. társulásokból). Gyakori fajai közül kiemelhető a *Lilium martagon*, *Melittis carpatica*, *Ranunculus cassubicus*, *Epipactis purpurata*, *Thalictrum aquilegifolium* (Mész-hegy). Az Óvár-tetőn található gyertyános-tölgyesből említhető a *Calamintha sylvatica*, *Cephalanthera rubra*, *Sorbus graeca*, *Sorbus domestica* előfordulása. A jósavfői Tengersizem-tó körüli erdőből pedig az



*Anemone nemorosa*, *Galeobdolon montanum*, *Luzula pilosa*, a Kecső-völgyből a *Cardamine glanduligera* (*Dentaria glandulosa*) adata ismert.

Szubmontán bükkös (*Melittio-Fagetum*) zonális kialakulására nem optimálisak a feltételek. Állományaik főként völgyekben, azok északi lejtőin és töbrökben várhatók. A legkiterjedtebb bükkösök a Ménés-völgy északi oldalán és az Óvár-tetőn találhatók, néhol gyertyánosodott formában, de az idős szép állományokat is megtaláljuk. Jó növekedésű, *Asperula odorata* faciesű típusai elterjedtek. Érdekes, hogy a nemzeti park más területeihez képest itt jóval jelentősebb kiterjedésűek, igaz több is a nagy méretű északi lejtésű völgyoldal. Ezen túlmenően minden bizonnyal (erdő)történeti okok is szerepet játszanak a jelenlegi vegetációs kép létrejöttében. Ritkább típusai, amelyekkel még találkozhatunk: *Carex pilosa*, *Carex digitata* és nudum változat. Értékesebbek a *Mercurialis perennis* típus borította helyek, amelyek már a sziklaerdők felé jelentenek kapcsolatot. A Ménés-oldal bükköseiben különböző magasságokban összesítve az alábbi jobb fajokat találhatjuk: *Aconitum vulparia*, (kékes virág színben is megtaláljuk pl. a Macska-lyukhoz vezető völgyben), *Calamagrostis varia*, *Cephalanthera longifolia*, *Cephalanthera rubra*, *Daphne mezereum*, *Cardamine glanduligera* (*Dentaria glandulosa*), *Epipactis helleborine*, *Festuca altissima*, *Galeobdolon montanum*, *Lilium martagon*, *Maianthemum bifolium*, *Melittis grandiflora*, *Paris quadrifolia*, *Platanthera bifolia*, *Prenanthes purpurea*, *Ranunculus cassubicus*, *Ranunculus lanuginosus*, *Rosa pendulina*, *Salvia glutinosa*, *Sorbus graeca*, *Viola mirabilis*, *Waldsteinia geoides*. A Zábó-zug környékén, ahol szintén egy nagyobb bükkös tömböt találunk, az alábbi nevezetesebb fajok fordulnak elő: *Berberis vulgaris*, *Carex digitata*, *Cephalanthera damasonium*, *Clematis recta*, *Convallaria majalis*, *Epipactis helleborine*, *Lilium martagon*, *Melittis grandiflora*, *Prenanthes purpurea*, *Sorbus aria*, *Sorbus domestica*, *Sorbus torminalis*, *Viburnum lantana*, *Vinca minor*, *Waldsteinia geoides*. Másutt pedig a következő fajok jelentenek érdekességet: *Gymnocarpium robertianum* (Súgó), *Prenanthes purpurea* (Hideg-oldal, Szelce-pusztá), *Epipactis microphylla* (Verő-tető-alja). Kisebb bükkös állományokat találunk még a Haragistya-fennsíkja emelkedő Hosszú-völgy, Lófej-völgy egyes szakaszain. A Hosszú-völgyben ebben a társulásban fordul elő a *Listera ovata*, az Első-Zsilipnél az *Epipactis pontica*. Ugyanitt kisavanyodó talajon a *Pteridium aquilinum* is megjelenik. Aljnövényzetükből említhető még néhány orchidea faj, mint pl.: *Cephalanthera rubra*, *Epipactis microphylla*, *Epipactis purpurata*. Másutt élő típusai közül gyakori még a nudum, és érdekes, de megtaláljuk a *Prenanthes purpurea*, *Aegopodium podagraria* jelenlétével kialakultakat is. Figyelemre méltó, hogy Jósavfő felett a Kecső-völgy és a Láz-tető északi oldalain is kialakultak bükkös állományok. Két ponton fordul elő a *Polystichum aculeatum* (Galya-tető,

Somos-tető északi oldalain), amely említhető ritkaság ebből a társulásból. A Fertős-tető északi lejtőjén, a Ló-kosár beszakadásszerű fennsíkjának peremén is találkozunk szép bükkösökkel. Magán a Fertős-tetőn töbörben él, a Tornai-karszton ritka *Sorbus aucuparia*, *Prenanthes purpurea*. A Pitics-hegy északi oldalában a bükkös *Mercurialis perennis* típusa található, közvetlenül a sziklaerdőkkel határosan.

Montán bükkös fajokkal rendelkező (*Aconito-Fagetum*) állományok kerültek térképezésre a Fertős-tető északi meredek oldalán. Ezek fajkészletébe beletartozik a *Daphne mezereum*, *Hordelymus europaeus*, *Lunaria rediviva*, *Melittis grandiflora*, *Polygonatum verticillatum*, *Prenanthes purpurea*, *Rosa pendulina*, *Senecio nemorensis* subsp. *fuchsii*.

### Szikla- és szurdokerdők

Igazán szép és tipikus hársas-körisesekkel (*Tilio-Fraxinetum*) találkozhatunk a Fertős-tetőn, a Mihály-láza északi oldalain, a Ménes-völgyben, a Busa-tetőn, a Lipinye-tetőn és aljában. Ezen állományokhoz hűvös klímájú sziklaerdők (*Mercuriali-Tilietum*) kapcsolódhatnak a Fertős-tetőn, a Mihály-láza oldalában és a Ménes-völgyben. (Egy ilyen foltban volt szerencsém látni egy farkast (*Canis lupus*) is az Alsó-Andrási-nyilastól északra!) Fajkészlet és tipikusság szempontjából kiemelkedik a Fertős-tetőn levő, nagy területet borító társulás. Ehhez hasonlót csupán a Bükkben lehet látni, ott sem sok helyen. A karakterfajok szinte mindegyike megtalálható a Fertős-tető fennsíkján (*Aconitum anthora*, *Carex brevicollis*, *Glechoma hirsuta*, *Rosa pimpinellifolia*, *Sorbus torminalis*, *Viola hirta*, *Waldsteinia geoides*), illetve néhány, a szomszédos társulásból beszökő növényfaj (*Daphne mezereum*, *Lilium martagon*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum verticillatum*, *Rosa pendulina*, *Senecio nemorensis* subsp. *fuchsii*) is színesíti a társulást. Innen ismert a kakasmandikó (*Erythronium dens-canis*) egyik Tornai-karsztra vonatkozó adata is. Tény, hogy ezekben az erdőkben van gyertyán, azonban az elegyes lombkoronaszint és a tipikusnak mondható lágyszárúszint alapján kimeríti a hársas körises fogalmát. Karakterfaja, a *Carex brevicollis* több ponton fordul elő (a Fertős-tető nyugati részén *Scilla bifolia* s.l.-val és *Erythroniumma*!), mindemellett állandó faja a *Waldsteinia geoides*. A Pitics-hegy északi oldalán található hársas sziklaerdőkből említhetők (*Tilio-Fraxinetum*, *Mercuriali-Tilietum*) az *Aconitum anthora*, *Carex michelii*, *Festuca altissima*, *Waldsteinia geoides*. A Jósavfő környéki területek sziklaerdői heterogén összetételűek, de hasonló igényű és vikariáló fajokból épülnek fel. Ezek alapján e sziklás termőhelyek elegyes lombkoronaszintű erdői, főként a mezofil lágyszárú fajok és néhány xerotherm karakterfaj megléte alapján ide vonhatók. Szinte minden állományán felismerhető a másodlagos jelleg, azonban ettől függetlenül a termőhely által determinált fiziognómia és némi generalista fajkészlet

alapján a hársas-körisések közé sorolhatók. Tipikus fajaik előfordulása is ezt támasztja alá: *Aconitum anthora*, *Aegopodium podagraria*, *Carex brevicollis* (Farkas-lyuk gerinc), *Scilla bifolia* s.l. (Kecső-völgy), *Waldsteinia geoides*. Hársas-körises sziklaerdőt (*Tilio-Fraxinetum*) találunk a Zúgó-alatt nevezetű kúpon, továbbá a Záboz-hegy gerincén, és a Mogyorós-töbörtől délre húzódó gerinceken és töbrökben. Ezek közül is legszebb a Záboz-hegy tetején kialakult társulás(komplex). Itt megtalálható az *Aconitum anthora*, *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Erysimum odoratum*, *Laser trilobum*, *Rosa spinosissima* subsp. *pimpinellifolia*, *Spiraea media*. A Zúgó sziklaerdő foltjaiban pedig az alábbi jobb fajokat találni: *Aconitum vulparia*, *Epipactis helleborine*, *Sorbus torminalis*, *Waldsteinia geoides*. Külön érték a Záboz-hegy északi lejtőjén található montán sziklaerdő (*Mercuriali-Tilietum*), amely kissé hasonlít ugyan a Szádvár északi oldalán kialakult társuláshoz (*Waldsteinio-Sorbetum* nom. prov.), de mégis inkább ebbe a kategóriába sorolható be, néhány ott jelenlévő és karakterisztikus faj itteni hiánya miatt. Ha figyelembe vesszük a lejtő meredekségét is, igen jelentős kiterjedésű foltról van szó, amelyben számos ritka és értékes faj is megtalálható, mint pl. a *Carex brevicollis*, *Cotoneaster* sp., *Epipactis helleborine*, *Festuca altissima*, *Laserpitium latifolium*, *Lilium martagon*, *Melica picta*, *Rosa spinosissima* subsp. *pimpinellifolia*, *Sorbus aria*, *Sorbus graeca*, *Sorbus torminalis*, *Spiraea media*, *Waldsteinia geoides*. A Haragistyai-erdészháztól északkeletre, a telepített erdeifenyves „lenyelt” néhány álom szép sziklaerdőt, melyek egyikében a *Sorbus latifolia* 20 méter magas és fél métert meghaladó átmérőjű (!) idős példánya, valamint *Rubus saxatilis*, *Lunaria rediviva*, *Polygonatum verticillatum* is él.

Hűvös klímájú sziklaerdők (*Mercuriali-Tilietum*) néhány jelentősebb állománnyal képviseltetik magukat. Ilyenek a Baradla-tető északi oldalának sziklás meredek termőhelyén kialakult erdők, vagy a Farkas-lyuk gerinc északi szikláin jelenlévő folt és a Somos-tetőtől északkeletre levő sziklaerdők. Elegyes lombkoronaszintjükben uralkodnak a hársfajok (*Tilia cordata*, *Tilia platyphyllos*), mezofil lágyszárú szintjükben megjelenhet a *Phyllitis scolopendrium* (Baradla-tető északi oldalai), *Festuca altissima* (Farkas-lyuk gerinc, Baradla-tető, Magas-hegy), *Mercurialis perennis*, *Galeobdolon luteum*. A körgörgeteges, sziklás oldalak dús moha- és páfrányvegetációval borítottak (pl. *Rhodobryum ontariense*, *Polypodium interjectum*, *Asplenium ruta-muraria*). A Haragistya fennsíkján a hűvös klímájú sziklaerdők az északi expozícióban, illetve főleg a töbrök alján fejlődtek ki a legszebben, itt bővelkednek igazán montán fajokban, mint pl.: *Cardamine glanduligera* (*Dentaria glandulosa*) (Hosszú-völgytől nyugatra húzódó töbör sor), *Daphne mezereum*, *Polygonatum verticillatum*, *Astrantia major*, *Rubus saxatilis*. Ez utóbbi fajnak szinte minden előfordulása ebből a társulásból került elő, szám szerint 100 feletti lelőhelyről. Az egyik töbrön

kívüli legszebb montán sziklaerdő-állomány a határ menti Kerek-erdő északi lejtőjén található, *Daphne mezereum*, *Senecio nemorensis* subsp. *fuchsii*, *Maianthemum bifolium* stb. fajkészlettel.

A szurdokerdők (*Phyllitidi-Aceretum*) kialakulására nem optimálisak a morfológiai adottságok. Igazi mész szurdokvölgy nincs a karszterület hazai oldalán, amik előfordulnak, azok alacsony tengerszint feletti magasságban létrejött rövid völgyszakaszok általában. Hogy mégiscsak előfordul a társulás, az a töbrök párásabb északi oldalainak vagy a patakvölgyek sziklásabb, páratelt levegőjű oldalainak köszönhető. Így a szurdokerdő társulás kis területen, néhány ponton található völgyaljbán, illetve töbrökben, néhol csupán csak töredékesen. Fajkészletéből megemlíthető a *Polypodium interjectum*, *Lunaria rediviva*, *Aconitum vulparia* (Luzsok). A Kerek-Gárdony-tető délkeleti töbrében pl. az igen ritka *Plagiochila asplenoides* nevű leveles májmoha is megtalálható, ennek azonban tipikus élőhelye a ponttérképezések alapján a lucfenyővel borított töbrök alja. Ennek a fajnak az Északi-középhegységi előfordulására magam hívtam fel először a figyelmet bükki adata alapján (Vojtkó 1994). Ezeken túl szurdokerdők a Ménes-völgyben és egy-két töbrőben alakultak ki. Tipikus fajaik közül megemlíthető az *Anthriscus nitida*, *Daphne mezereum*, *Cardamine glanduligera* (*Dentaria glandulosa*), *Festuca altissima*, *Galeobdolon luteum*, *Lunaria rediviva*, *Senecio nemorensis* subsp. *fuchsii*. A Kecő-völgyben valószínűleg az állandó vizű patak párás klímát biztosító közelsége miatt is erősödik a sziklásabb oldalak szurdokerdőnek megfelelő jellege. A keskeny sávban mozaikosan fellépő társulásfoltok értékes tagjai a vegetációnak, hiszen ritka és értékes fajokban gazdagok, mint pl. *Cardamine glanduligera* (*Dentaria glandulosa*), *Galeobdolon montanum*, *Lunaria rediviva*, *Paris quadrifolia*, *Phyllitis scolopendrium*. A Tohonya-völgy sziklaszurdokában nincs valódi szurdokerdőfaj (*Actaea spicata*, *Ranunculus lanuginosus*), viszont más, jobb fajokkal is rendelkező állomány pedig lehet, hogy nem tipikus geomorfológiai-fiziognómiai megjelenésű. Ilyen az átmeneti társulásként értékelt folt is a Fenyves-oldal alján (Jósva-völgy), ahol *Festuca altissima*, *Lunaria rediviva* fordul elő. Legfontosabb állományként a Jósva-völgy valamivel lentebb levő társulását lehet említeni, amely a Tornai-karszt hazai oldalának egyik legtipikusabb ilyen állománya, korábban Jakucs is jellemzi (1967). Egykor tipikusabb és nagyobb lehetett a szurdokerdők foltja ezen völgyszakaszon (mint a fenti példa is mutatja), azonban tönkrementek a terület erdeinek letermelésével és erőltetett fenyvesítésével. Fontosabb fajaik: *Festuca altissima*, *Galeobdolon montanum*, *Gymnocarpium robertianum*, *Lunaria rediviva*, *Paris quadrifolia*, *Phyllitis scolopendrium*, *Polypodium interjectum*, *Waldsteinia geoides*. Általában jellemző a völgyoldal egészére a hegyi és korai juhar (*Acer platanoides*, *Acer pseudo-*

*platanus*), a hársak (*Tilia cordata*, *Tilia platyphyllos*), a hólyagfa (*Staphylea pinnata*) jelenléte, ugyanakkor nincs elkörisesedve.

A dolomit alapkőzet a térségben ebben a tájföldrajzi körzetben fordul elő a legnagyobb arányban (lásd Less Gy. térképét 1998). A növényzetben megnyilvánuló közethatás jól elkülöníthető karakteres növénytársulásokban ölt formát. Ilyen a gyertyános-tölgyes, sőt néhol cseres-tölgyes zónában létrejövő bükkös is, amely igen feltűnő az éles fafajváltás miatt is. Ezekben a bükkösökben sokszor oda nem illő lágyszárú és cserjefajok keverednek egymással, nagy fajszerűségeik, és ritka elemekben bővelkednek. Egy csoportba sorolható a nyúlfarkfüves bükkösökkel (*Seslerio-Fagetum*) azzal a megjegyzéssel, hogy nincs jégkorszaki reliktumfaja. A társulásban megtalálható montán-alpin elemek elterjedésük déli határát érik el a területen, és közethatásra jelennek meg legtöbbször. Így dolomiton mérsékelt bükkösöket (*Convallario-Fagetum* nom. prov.), egy ponton nyúlfarkfüves bükköst (*Seslerio-Fagetum*) találunk. Bennük konstans a *Calamagrostis varia*, két ponton a *Cypripedium calceolus* is előfordul. Fajkészletének kiemelhető tagjai mutatják a társulás természetvédelmi szempontból értékes voltát, és tudományos szempontból is unikálisnak mondható a társulás. Együtt fordulnak elő a száraz tölgyesekre jellemző fajok és a bükkösök növényei, mint pl.: *Clematis recta*, *Cephalanthera damasonium*, *Cephalanthera rubra*, *Viburnum opulus*, *Convallaria majalis*, *Viburnum lantana*, *Viola mirabilis*, *Astrantia major*, *Epipactis atrorubens*. Gyakori a délies dolomitoldalakon a bükkös-tölgyes konszociációja *Carex humilis* és a *Calamagrostis varia* együttes előfordulásával (Kerek-Gárdonyi-tető nyugati oldala, Lófej-völgy egyéb dolomit oldalain). A Fenyves-oldal nyugati aljában kialakult foltban a tipikus fajkészletből megtalálható az *Anemone sylvestris*, *Carex montana*, *Cypripedium calceolus*, *Frangula alnus*, *Viola mirabilis*. Legszebb és legnagyobb kiterjedésű azonban a Kő-horog-oldal északi meredek lejtőjén, ahol említhető az *Astrantia major*, *Calamagrostis varia*, *Cephalanthera damasonium*, *Cephalanthera rubra*, *Convallaria majalis*, *Daphne mezereum*, *Pimpinella major*, *Prenanthes purpurea* stb. előfordulása. Mérsékelt bükkös borítja a Láz-tető északi dolomitoldalát is. Fajkészlete a dolomit alapkőzetet lokálisan jelző indikátor fajaiból, mezofil erdők növényeiből és xerotherm tölgyes elemekből tevődik össze: *Astrantia major*, *Cephalanthera damasonium*, *Cephalanthera rubra*, *Convallaria majalis*, *Epipactis helleborine*, *Pimpinella major*, *Staphylea pinnata*, *Viburnum lantana*, *Viburnum opulus*, *Viola mirabilis*. Kis foltban megtaláljuk még a Tohonya- és Lófej-völgyek közötti dolomitoldalon is.

További értéke a Ménes-völgy északi oldalának az Aggteleki-karszton meglehetősen ritka nyúlfarkfüves bükkös (*Seslerio heuflerianae-Fagetum*) állománya. Egy északi irányban húzódó dolomit gerinc felső részén találjuk, figyelemre érdemes növényzettel: *Aconitum vulparia*, *Berberis vulgaris*,

*Calamagrostis varia*, *Carex digitata*, *Carex montana*, *Cephalanthera damasonium*, *Cephalanthera rubra*, *Neottia nidus-avis*, *Sesleria heufleriana*, *Sorbus aria*.

### Xerotherm társulások

A xerotherm erdőtársulások (*Ceraso-Quercetum*, *Corno-Quercetum*) inkább másodlagosak a lankás déli oldalakon, ahol főként a területhasználat hozta létre őket a Poronya-tető, Baradla-tető, Galya-tető, Szőlő-hegy vonulatban. Jobb fajaik: *Rosa spinosissima* subsp. *pimpinellifolia*, *Cerasus mahaleb*, *Berberis vulgaris*. Helyenként fordul elő bennük a *Phlomis tuberosa*, *Cerasus mahaleb*. Az egykori (és mai) legeltetés maradványaként néhol gyakori a boróka (*Juniperus communis*) is. Egy másik degradációs jelenség a gyalogakác (*Amorpha fruticosa*), melynek néhol jelentős a térfoglalása a déli oldalak gyepeiben, bokorerdeiben. Egy másik tömbben is nagy területet borít a melegkedvelő tölgyes, ahol a sekély termőrétegű gerinceken karsztbokorerdők és száraz gyepek foltjaival mozaikosan található: nevezetesen a Mézna-tető, Magas-hegy, Közép-hegy és Somos-tető déli oldalain. Sajnálatos, hogy degradálódó, gyomosodó az említett gerincek nagy része. Nagy területeken terjed a gyalogakác (*Amorpha fruticosa*) és a boróka is (*Juniperus communis*).

Melegkedvelő tölgyes – karsztbokorerdő – sztyeppré – sziklagyep xerotherm komplexe (*Corno-Quercetum* – *Ceraso-Quercetum* – *Pulsatillo-Festucetum rupicolae caricetosum humilis* – *Campanulo-Festucetum pallentis stipetosum pulcherrimae*) borítja a méltán nevezetes Nagy-oldal déli lejtőjét. Ennél kisebb társulásállományok a Lipinye-, a Kopolya-, a Hangyás-tetőkön és az Ubocsa-oldalban fordulnak elő. A legértékesebb kétségtől ezek közül a Nagy-oldal élőhelyegyüttese. Az egykori legeltetés, beavatkozás hatása mára jórészt már elmúlt, csupán a nagyvadak hatását lehet érzékelni. A társuláskomplexből a gyepek cönológiai státusa a legbizonytalanabb, a molyhos tölgyes bokorerdő (*Ceraso-Quercetum*) és a melegkedvelő tölgyes (*Corno-Quercetum*) tipikusnak mondható. Egy másik tájban, kissé keletebbre Szögliget település határában az egykori legelőterületek, gyümölcsösök adják e társuláscsoport alapját. Sajnos ezek fajkészletén meg is látszik e korábbi használati mód, kivételként talán a szőlőket említhetjük, ahol ellenkezőleg, fajfeldúsulással találkozhatunk. A melegkedvelő tölgyesek (*Corno-Quercetum*) állományai közül kiemelhetjük a Páska-bükk déli oldalait és az Óvár-tető, Záboz-hegy keleti gerincét. Ez utóbbi két terület társulásából meg kell említeni a *Laser trilobum* előfordulását, mely az Óvár-tető tölgyesében egyes években mintegy 70%-os borítást ér el, de másutt is megtalálható. Ezenkívül kiemelendő még az *Anemone sylvestris*, *Lithospermum arvense*, *Melittis grandiflora*, *Polygala major*, *Sorbus aria*, *Sorbus graeca*, *Sorbus torminalis*, *Thalictrum minus*,

*Waldsteinia geoides* fajok előfordulása. Kiemelkedően gazdag flórájú a Jószafeői-szőlőhegy, de más művelt és felhagyott szőlőkben is találunk említésre alkalmas fajokat, így megemlíthető a *Sorbus domestica* fatermetű termő példánya a Csemer-völgyből, és a Csemer-fő növényei közül a *Pimpinella major*, *Salvia glutinosa*, *Senecio nemorensis* subsp. *nemorensis*.

Száalkaperjés tölgyes (*Cirsio pannonicum-Quercetum*) a terület egyik legnagyobb kiterjedésű tölgyes társulása. Létrejöhet a gyertyános-tölgyesek vágásának helyén, illetve a hegyi rétek erdővel való záródási sorának kezdő tagjaként is. Ebben a stádiumban állandósulhat is az erdő, mint pl. Lófej-tető és Nagy-Nyilas térségében. Kapcsolatban áll a gyertyános tölgyes *Carex montana*-s típusával, de a cseres tölgyes *Brachypodium pinnatum* uralta fáciesével is. Ritka fajokban szegényebb, mint a Bükk hegységből ismert állományok, de a félszáraz gyepekre jellemző karakterfajokat is megtalálhatjuk (*Cirsium pannonicum*, *Polygala major*, *Hypochoeris maculata* stb.). A Százholdas–Alsó–Andrási–Nyilas fennsíkján, a Verő-tető déli lejtőjén is találunk dolomit tölgyeseket, tipikus fajkészlettel és ritkább fajokkal: *Cephalanthera rubra*, *Cirsium pannonicum*, *Epipactis purpurata*.

Dolomiton a tölgyesek *Carex humilis*-es aljnövényzetű és lokális dolomitfajokban gazdag formáját is megtaláljuk (*Seslerio-Quercetum caricetosum humilis*) a Szappanos-tetőtől északra két ponton is, és a Kerek-Gárdony-tető délnyugati lejtőjén. Aljnövényzetére a dolomit sziklagyepek fajai, lombkoronaszintjére a letörpült és lazán záródó *Quercus pubescens* jellemzőek. Néhol találunk e társulásban szórvány bükköt, amelynek tövéénél esetenként megjelenik az északi oldalakról ismert *Calamagrostis varia*. Ez a társulás a már korábban említett dolomit bükkösökkel is kapcsolatba hozható (ugyanúgy, mint a Délnyugati-Bükkben).

### Xerotherm gyepek

A rövidfűvű dolomit sziklagyepek (*Poo badensi-Caricetum humilis*) 1:10 000-es léptékben szinte térképezhetetlenek. Ennek ellenére fontosak és ki kell rá térnünk, mivel valószínűleg hazánkban csupán az Aggteleki-karszton fordulnak elő. Jellemző, hogy a száraz gyepek és a sziklagyepek fajkészletét is megtaláljuk a társulásban, mint pl. az *Anacamptis pyramidalis*, *Aster amellus*, *Prunella grandiflora*, (illetve *Prunella grandiflora* x *P. laciniata*), *Allium montanum*, *Genista pilosa*, *Polygala major*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis ustulata*, *Linum catharticum*, *Globularia punctata*, *Hippocrepis comosa*, *Alyssum montanum* subsp. *brymii*, *Anemone sylvestris*, *Poa badensis*-t. Egy kis foltját lehetne említeni pl. a Tohonya-völgy és Lófej-völgy közti dolomit nyergen, ahol a tipikus rövidfűvű társulásban él a *Globularia punctata*, *Hippocrepis comosa*, *Linum tenuifolium*, *Poa badensis*, *Pulsatilla grandis*. A fennsíkok töbörperemein (pl. Ló-kosár), gerinceken (korábban Jakucsnál Verő-tető néven) és az aprózódó mészkővel rendelkező

területeken találjuk. Ezek itt is inkább alacsony növekedésű fajokból álló ritkás állományok, amelyekben jobb elemnek számít az *Adonis vernalis*, *Anacamptis pyramidalis*, *Allium montanum*, *Carex humilis*, *Hippocrepis comosa*, *Linum tenuifolium*, *Poa badensis*, *Pulsatilla grandis*.

Mészkő sziklagyepek (*Campanulo-Festucetum pallentis*) igen ritkák, mivel az Aggteleki-karszt hazai oldalán hiányoznak a sziklaalakzatok, ahol lehetőség adódna a tipikus sziklagyepek létrejöttére. Kicsiny állománya bújik meg részben sziklaerdővel fedetten a Farkas-lyuk gerincén. Az északi expozícióban megtalálható pl. az *Asplenium ruta-muraria*, *Bupleurum falcatum*, *Cerasus mahaleb*, *Poa pannonica* subsp. *scabra*, *Sesleria heufleriana*, *Teucrium montanum*. A Jósua-völgyre néző délies mészkő-sziklákon, ahol szinte az összes állományuk van, találjuk az *Aster amellus* (Szinpetri, Jósua-völgy-szikla), *Poa badensis* (Jósua-völgy-szikla), *Pulsatilla grandis* (Szinpetri, Jósua-völgy szikla), *Rosa gallica* (Szinpetri), *Silene longiflora* (Jósua-völgy-szikla) fajokat.

A nyúlfarkfüves sziklagyepek inkább *Sesleria* előfordulással jellemezhető egyéb társulások. Így például a Fertős-tetőn sem lehetetlen, hogy másodlagosan kerülhetett be a nyúlfarkfű (akár a hűvösebb platószelel erdőkből is), hiszen más ilyen északi oldalt igénylő és montán típusú fajt nem találni a társulásban. Korábról egy zártabb sztyeppré jellegű állományt lehet elképzelni, amely antropogén-zoogén hatásra (erdőtirtás, legeltetés és legelés, esetleg még részleges leégés is?) elvesztette feltalaját és már csak a másodlagosan betelepülő fajok juthattak szerephez (ilyen jellegűek pl. az árvalányhajfajok: *Stipa pulcherrima*, *Stipa capillata*). Vagyis e gondolatsor szerint a gyp az ismert *Pulsatillo-Festucetum rupicolae caricetosum humilis* degradált, *Stipa pulcherrima*-s változata. Ez már szinte a sztyeppréte megelőző zavart sziklagyepi szukcesszionális stádium lehetne. Ezekbe a különböző státuszú és szukcesszionális helyzetű foltokba másodlagosan kerülhetett be a *Sesleria heufleriana* a platószelel tölgyesből, sziklaerdőből. Fontos adalék, hogy nem a konkrétan tárgyalt területhez tartozó Esztramoson valódi nyúlfarkfüves sziklagyep él, a neki megfelelő tipikus fajokkal (pl. *Dianthus plumarius*, *Cytisus ciliatus*, *Asperula cynanchica*, *Thalictrum foetidum* stb). A többi *Sesleria heufleriana* előfordulás 95%-a erdőtársulásból származik.

A mészkőterületek bokorerdővel, melegkedvelő tölgyessel borított oldalain ott találjuk a mészkőlejtősztyeppré (*Pulsatillo-Festucetum rupicolae*) kissé nyílt állományait is. Előfordul, hogy főként sziklagyepekre jellemző fajkészlettel bír, de talán a kisebb méretű vadkár kedvezne a szukcesszió előrehaladásának és záródnának ezek az állományok. A Fertős-tető nyugati oldalán (Bükk feliratú rész) található jelentős kiterjedésű xerotherm komplex minden bizonnyal másodlagos, mint ahogy a légifotókon is jól kivehető éles határral válik el a környezetétől (de ez nem geomorfológiai okokra vezethető



vissza). Ennek jobb fajai megegyeznek a déli oldal elemeivel, csupán a *Dracocephalum austriacum* nem él itt: *Teucrium montanum*, *Aconitum anthora*, *Adonis vernalis*, *Astragalus vesicarius* subsp. *albidus*, *Bupleurum praealtum*, *Cleistogenes serotina*, *Poa pannonica* subsp. *scabra*, *Cytisus ciliatus* stb. A Tilalmas-oldal aljában található állomány fajgazdag, ahol az *Acer tataricum*, *Calamintha sylvatica*, *Cephalanthera damasonium*, *Cerasus fruticosa*, *Rosa gallica* található. A Nyúzó-tető gyepeiben pedig az *Adonis vernalis*, *Cerasus fruticosa*, *Cytisus albus*, *Rosa gallica*, *Thalictrum minus*, *Trifolium rubens* fordul elő. A sztyepprétek kevésbé degradált, jobb állapotban levő állományaiból az alábbi fajokat lehet kiemelni: *Adonis vernalis*, *Cerasus fruticosa* (Szőlő-hegy), *Jurinea mollis* (Kis-Galya orra, Tohonya orra), *Lactuca perennis* (Tó-hegy), *Lathyrus pannonicus* subsp. *collinus*, *Phlomis tuberosa* (Baradla-tető, Tó-hegy), *Pulsatilla grandis*, *Silene longiflora* (Tó-hegy), *Stipa capillata*, *Teucrium montanum*. A Nagy-Kopolya-völgy feletti kis sztyepprétfoltban az *Piptatherum virescens* és a *Stipa pulcherrima* is megtalálható.

A sziklásabb oldalakon a *Festuca rupicola* dominanciáját felváltja a *Carex humilis* gyepe (pl. Poronya-gerinc, Tó-hegy karrmezője). Ezen sziklafüves lejtők jelentősen különböznek a korábban említett és a fennsíki területek dolomit alapkőzetén létrejött *Carex humilis*-es gyepeitől (*Poa badensi*-*Caricetum humilis*). Azokban a lokális dolomitjelző fajok magas aránya mutatja a más jelleget, míg a déli mészkőterületeken inkább a sztyepprétekre jellemző fajkészlet mutatható ki. Ezt a típust jellemezte Less N. (1998) a Délkeleti-Bükkből, az Ásottfa-tetőről, és mint szubasszociációt értékelte társulástanilag (*Pulsatilla-Festucetum rupicolae caricetosum humilis*).

A térségben elterjedt a xero-mezofil karakterű gyeptípus, a *Brachypodium pinnatum* különböző társulása és más félszáraz típusok. Ezek egy része művelés alatt álló területeken van (Szőlő-hegy), míg mások erdei tisztásokon, legelőkön találhatók. A társuláscsoport említhető fajai: *Antennaria dioica* (Szőlő-hegy), *Aster amellus* (Szinpetri), *Castanea sativa* (20 fa a Szőlő-hegyen), *Crepis praemorsa* (Szőlő-hegy), *Gentiana cruciata* (Bolyamér, Szinpetri felett), *Gymnadenia conopsea* (Szőlő-hegy), *Orchis morio* (Szőlő-hegy, Kis-Kopolya-völgy), *Orchis ustulata* (Szőlő-hegy), *Potentilla rupestris* (Szőlő-hegy), *Pulsatilla grandis* (Szinpetri, Szőlő-hegy), *Rosa gallica* (Szinpetri). A Baradla-eleje oldalában az egyik legtipikusabb gyepek él, az alábbi jobb fajokkal: *Aster amellus*, *Cerasus fruticosa*, *Cytisus procumbens*, *Danthonia alpina*, *Linum flavum*, *Peucedanum cervaria*, *Polygala major*, *Prunella grandiflora*, *Pulsatilla grandis*, *Teucrium montanum*, *Trifolium rubens*. A másik a hegytető déli oldalában fordul elő, mely némileg gyomosodó (*Juniperus communis*, és *Crataegus* bokrok), de még itt is megtalálható az *Anemone sylvestris*, *Aster amellus*, *Cirsium*

*pannonicum*, *Gentiana cruciata*, *Hippocrepis comosa*, *Linum tenuifolium*, *Polygala major*, *Rosa gallica*, *Trifolium montanum*. További nagy kiterjedésű és fajgazdag állományaik a fennsíkok tisztásain alkotnak nehezen beerdősülő foltokat. Fajkészletükből kiemelhető az *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Cirsium pannonicum*, *Cytisus procumbens*, *Dianthus pontederæ*, *Polygala major*, *Thalictrum minus*, és még sok *Asteraceae*, *Fabaceae* faj. A Zábó-zsárga-hegy déli oldalának társulásában él a *Hippocrepis comosa*, *Jurinea mollis*, *Linum flavum*, *Polygala major*, *Stipa joannis*. A Nyúzó-tető déli lejtőjén is értékes fajkészletű a gyep, jobb fajai: *Aster amellus*, *Aster linosyris*, *Campanula glomerata*, *Cirsium pannonicum*, *Linum tenuifolium*, *Polygala major*, *Pulsatilla grandis*, *Rosa gallica*, *Trifolium rubens*. A Várgyő félszáraz gyepeiben pedig az *Adonis vernalis*, *Aster amellus*, *Aster linosyris*, *Centaurea triumfettii*, *Cerasus fruticosa*, *Cirsium pannonicum*, *Linum flavum*, *Linum tenuifolium*, *Polygala major*, *Prunella grandiflora*, *Pulsatilla grandis* fordul elő.

A száraz-félszáraz gyepek zárásaként megemlíthető az Aggteleki-karszton unikumnak számító erdőpusztarét (*Campanulo-Stipetum tirsae*) állománya a Kopasz-tető déli lejtőjén. Itt a *Stipa tirsae* mellé a *Cerasus fruticosa*, *Echium russicum*, *Rosa gallica* társul.

### Vízhez kötött társulások

Égeresek (*Aegopodio-Alnetum*, *Dryopteridi-Alnetum*), füzesek (*Salicetum albae-fragilis*) a Kecő-völgyben, a Kajta- és a Jósza-völgyben találhatók. Kiemelhető fajaik: *Adoxa moschatellina* (Kecő-völgy), *Angelica sylvestris*, *Cirsium oleraceum* (Kecő-völgy), *Dryopteris carthusiana* (Jósza-völgy), *Equisetum telmateia* (Jósza-völgy), *Galium uliginosum*, *Impatiens noli-tangere* (Kecő-völgy), *Ribes rubrum* (Kecő-völgy), *Scrophularia umbrosa* (Kecő-völgy, Kajta-völgy), *Viburnum opulus*. Adventív fajként terjed az *Impatiens parviflora* (Kecő-völgy). Legnagyobb a Jósza-patak ligeterdeje, de ezen kívül is találunk még égereseket a Kopolya-völgy, Farkas-nyak, Kecskés-kút-völgy területén. Patakmenti égerliget magas körises konszociációja található a Lófej-völgy felső szakaszán. Aljnövényzetében a keményfa ligeterdők konstans tagjai élnek, mint pl. *Scrophularia umbrosa* subsp. *neesii*, *Salvia glutinosa*, *Cephalaria pilosa*, és a mésztufaképzésben szerepet játszó *Pellia endiviifolia* nevű telepes májmoha. A Ménes-völgyben és a Vár-völgyben futó patak mentén is égerest találunk, a Csemer-völgyben füzesek és mocsárrétek fordulnak elő. Kiemelendő a Ménes-patak mentén a *Chaerophyllum hirsutum* előfordulása (sajnos a vaddisznók által sűrűn látogatott völgyszakaszon), lágyszárú fajok közül *Anthriscus nitida* (Lizina-völgy, Ménes-völgy), *Scrophularia umbrosa* (Ménes-völgy) érdemel említést, valamint az acsalapú és halvány aszat magaskórósa (*Petasites*

*hybridus*, *Cirsium oleraceum*). A Vár-völgyben a *Dipsacus sylvestris* is megtalálható.

Forráslápok, mocsárrétek (*Carici flavae-Eriophoretum*, *Molinietea*). A Jósza-fő falu belterületén szivárgó vízfolyás környékén gyapjúsásos forrásláp alakult ki, melyben előfordul a *Carex panicea*, *Cirsium oleraceum*, *Epipactis palustris*, *Eriophorum angustifolium*, *Filipendula ulmaria*, *Galium uliginosum*, *Geranium palustre*, *Succisa pratensis* stb. Aggtelek környékén a mocsárrétek több foltját találni, pl. a Bába-lyuk nyelője környékén és a Baradla-völgy elején. Él bennük a *Stachys palustris*, *Lysimachya vulgaris*, *Sanguisorba officinalis* is. A társuláscsoport további kiemelhető fajai: *Angelica sylvestris* (Pósa-lápa), *Equisetum fluviatile* (Farkas-nyak égerese), *Equisetum telmateia* (Jósza-völgy), *Equisetum hyemale* (Tengerszem-tó körül), *Eriophorum latifolium* (Cseresznyés-kút-völgy, Kopolya-völgy), *Geranium palustre* (Pósa-lápa), *Petasites hybridus* (Pósa-lápa, Bolyamér), *Scrophularia umbrosa* (Bolyamér), *Senecio integrifolius* – *aurantiacus* (Cseresznyés-kút-völgy). A Kopolya-völgy felső szakaszán állandó vízellátás mellett szép kis forrásláp és sásos alakult ki (*Hypericum tetrapterum*, *Mentha longifolia*, *Scrophularia umbrosa*). Megérné időnként kaszálni, mielőtt teljesen elvadul. A Borház-kút acsalapus (*Petasitetum hybridi*) társulásában a *Cirsium x tataricum* is előfordul. A Csemer-völgy és oldalvölgye (Tokos-völgy) mocsárrétjei fajai közül említhető az *Angelica sylvestris*, *Cirsium canum*, *Cirsium oleraceum*, *Cirsium x tataricum*, *Dipsacus sylvestris*, *Hypericum tetrapterum*, *Libanotis pyrenaica*, *Sonchus palustris*, *Stachys palustris* adata, a Ménes-völgy–Patkós-völgy találkozásánál található mocsárréten nagy tömegben találjuk a *Cirsium canum*, *Cirsium oleraceum* fajokat, valamint a kettő hibridje itt is előfordul *Cirsium tataricum* (*C. canum x C. oleraceum*). Ezek mellett a *Hypericum tetrapterum*, *Carduus crispus* is él itt. A Jósza-völgyben, Színpetri és Jósza-fő között *Dactylorhiza incarnata* előfordulása jelzi a mocsárrét még jobb foltjait.

### Hegyi rétek és telepített fenyesek

Jelentős területeken találunk hegyi réteket, melyek állapota összefügg a használatukkal, vagy a nem használatukkal. Elgyomosodott képviselőik (Haragistya erdészlak, Nagy-Nyilas, Lófej-völgy, Mogyorós-bércről keletre) rendbehozatalát minél előbb el kellene kezdeni. A jó állapotban levő kaszálók, *Bromus erectus*-os fűszáraz gyepek számos ritka, unikális fajnak adnak otthont. Ezen társuláscsoportból került elő a *Geum aleppicum*, *Alchemilla subcrenata* (Mogyorós-kúti rétek), *Lilium martagon* subsp. *alpinum* (20-as határkaró töbre, Juh-lápa), *Aconitum variegatum* subsp. *gracile* (Nagy-Nyilas töbrei), *Senecio integrifolius* subsp. *aurantiacus* (Király-kút-oldal, Juh-lápa), néhány esetben *Rubus saxatilis* (terméses),

*Nardus stricta* (Csiszár-Nyilas), *Geranium sylvaticum* (Csiszár-Nyilas töbre), *Parnassia palustris*, *Pyrola minor*, *Gentianella livonica*, *Deschampsia flexuosa*, *Hypericum maculatum* (Nagy-Nyilas) adata. A Mész-völgy gyepeiben él a *Lathyrus nissolia* és a *Thalictrum lucidum*. A vörös agyagon kialakuló gyepek közül említhető a Szár-hegytől nyugatra elterülő folt, amelyben *Calluna vulgaris*, *Rosa gallica*, *Sorbus aria* nő. A Vörös-tó körüli gyepekben találjuk a *Carex leporina*, *Cynosurus cristatus*, *Danthonia alpina*, *Dianthus deltoides*, *Genista germanica* fajokat. A hegyi rétek közül fajkészlete alapján ki lehet emelni a Lopó-galya északi völgyében levő tisztást, ahol az *Astrantia major*, *Hypericum maculatum*, *Listera ovata*, *Pimpinella major*, *Pyrola minor* előfordulását sikerült bizonyítani.

A Szelce-völgyben gyomosodó, cserjésedő gyepek fordulnak elő, ritka az értékes gypfolt. Művelt vadföldről került elő a *Sherardia arvensis*, melynek Jósavő térségéből eddig még nem volt adata, csak Aggtelek környékéről. A Mély-völgyben található a *Nepeta cataria* eddigi első előfordulása.

Telepített lucosokkal a Ló-kosár töbreiben a Százholdas és a Lopó-galya térségében találkozhatunk. Ritka montán fajok élőhelye az említett terület, mindamellett, hogy a telepítés feltehetően értékes társulásokat tüntetett el. A térképezés során észlelt és a területről felsorolható ritka fajok: *Astrantia major*, *Daphne mezereum*, *Dryopteris dilatata-assimilis* alakkör, *Gymnocarpium dryopteris*, *Moneses uniflora*, *Pimpinella major*, *Polystichum aculeatum*, *Polystichum lonchitis*, *Rubus saxatilis*, *Senecio nemorensis subsp. fuchsii*, *Sorbus aucuparia*, *Sphagnum sp. (fimbriatum)*. A Csiszár-Nyilas lucos telepítésében több helyről került elő eddig a *Moneses uniflora*. A töbrökbe ültetett lucosok sokszor még őrzik az eredeti sziklaerdőfajokat, mint pl. a *Rubus saxatilis*-t is. A Zúgó-alatti lucos idősebb állományából említhető fajok a *Dryopteris carthusiana*, *Senecio nemorensis subsp. fuchsii*. A Haragistya lucos telepítésében találni a *Plagiochila asplenoides* és a *Ptilidium pulcherrimum* nevű leveles májmohák előfordulását. A Jósavölgy délre néző oldalaira feketefenyőt (*Pinus nigra*), az északiakra lucfenyőt (*Picea abies*) telepítettek, néhol vörösfenyővel (*Larix decidua*) vegyesen a gyertyános tölgyes újulat közé.

A Haragistyán a telepített fenyvesek kiterjedése is igen jelentős, de botanikai szempontból csupán az idősebb állományok és az elegyes lombkoronaszintű mozaikok említhetők. A telepített erdefenyvesben pl. sok a *Dryopteris dilatata*. A Pitics-hegy északi oldalában álló telepített erdefenyves növényeit lehetne megemlíteni még, mint a *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Platanthera bifolia*, *Pteridium aquilinum* fajokat. A Szelce-pusztá környéki lucosokkal szemben az ide telepített erdei és feketefenyő állományok már kevésbé ilyen „jólsikerültek”. Aljnövényzetük szinte homogén *Brachypodium pinnatum*

gyep, csupán néhol találunk elegyedni egyéb fajokat. A Ló-kosár peremén egy fényben gazdag, feltehetően dolomitra telepített állományban egyetlen tő (két virággal!) *Cypripedium calceolus*-ra sikerült lelni az egyik évben, majd az ezt követő évben újabb hét tő is előkerült. Mellettük *Cirsium pannonicum*, *Cytisus albus*, *Epipactis atrorubens*, *Prunella grandiflora*, *Thalictrum aquilegifolium* populációival.

### 1.1.2. Alsó-hegy

Határai, felosztása: Délen leereszkedik a Bódva-völgyre, északon a hegygerincet az országhatár szeli ketté, illetve kelet felé elkeskenyedik az Alsó-hegy fennsíkja és az országhatárral ér véget. Morfológiailag egy keleti irányban elnyúló és fokozatosan elkeskenyedő gerinc, fennsíkján töbrökkel gazdagon tarkítva. Egyik ilyen nevezetes töbrös fennsíkja a Vecsem-bükk, melynek nyugati határa a Bába-völgy, majd az ettől keletre eső, 500–550 m tengerszint feletti magasságú platóterület, melyet délről a Kopasz-galy–Kis-Kopasz-galy–Nagy-Kopasz-galy szegélyez.

Geológiailag legjellemzőbb a triász korú Wettersteini dolomit és mészkő. Ezekén kívül sávokban váltakozva, sűrű mozaikot alkotva találunk Szádvárnál Dachsteini mészkőt, másutt Hallstatti és Derenki mészkőt és Perkupai evaporitot. Így meglehetősen színes és vegyes a kép az alapkőzetet tekintve (l. Less Gy. 1998).

Tengerszint feletti magassága tág határok közötti, pontosan 539 m (Mész-hegy) és 165 m (Bódva-völgy) tartományba esik. Az országhatárhoz közeli, egykoron lakott településsel is (Derenk) rendelkező terület.

## Növényzet

### Zonális társulások

Cseres-tölgyest (*Quercetum petraeae-cerris*) szinte alig találunk, kis foltokban borít a Mész-hegy déli gerincein (főként *Calamagrostis arundinacea* típus) és az Éles-tető, Kecskés-tető déli verőin fordul még elő (itt *Melica uniflora* típussal legfőként).

A gyertyános-tölgyes (*Carici pilosae-Carpinetum*) dominál a területen. Típusai közül az *Asperula odorata*, *Melica uniflora*, *Waldsteinia geoides* gyakoribbak, de találunk alig felismerhető és fenyőfélékkel (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*) elegyes foltokat is. A fennsík gyertyános tölgyeseiben gyakori az *Astrantia major*, *Daphne mezereum*, *Maianthemum bifolium*, *Platanthera bifolia*, *Sorbus torminalis*, *Waldsteinia geoides*. Ritkább, szórványosabb elterjedésű pl. a *Cephalanthera longifolia*, *Dryopteris assimilis*, *Festuca altissima*, *Melica picta*, *Prenanthes purpurea*, *Primula veris*, *Rosa pendulina* (a határsávban virágzó példány is!), *Sesleria*

*heufleriana*, *Sorbus aria*, *Sorbus aucuparia*, valamint a Kis-kút erdejében a *Phlomis tuberosa*. A meredek déli oldalakon, pl. a Sós-láda és a Bakk Antal-töbre környékén cseres tölgyes lenne az „elvárható” társulás, ennek ellenére furcsa módon gyertyános-tölgyessel találkozhatunk. Ez mellett számos más típus is kialakult, mint pl. *Dryopteris-Athyrium*, *Mercurialis*, *nudum*, *Carex pilosa* stb. Itt is felvetődik a *Waldsteinio-Carpinetum* önálló társulásként való létjogosultsága. Az leírók eredeti szándéka szerint szubasszociáció formájában helytálló talán (az *Erythronium dens-canis* karakterfajként való kiemelése viszont a cönológiai kutatások alapján nem erősíthető meg), hiszen ilyen típusok előfordulnak. Azonban a *Waldsteinia geoides* annyira gyakori a Karszton, sőt mindenféle társulásban tömeges is lehet (*Corno-Quercetum*, *Quercetum petraeae-cerris*, *Carici pilosae-Carpinetum*, *Tilio-Fraxinetum*, *Mercuriali-Tilietum*), hogy ez alapján számos variációt elnevezhetnénk e növényről. Ennek további vizsgálatát más mészkőterületek karros felszínű állományaiival (pl. Bükk hegység: Kis-fennsík) kibővítve célszerű elvégezni. A „jobb” gyertyános tölgyesekben található fajok közül megemlítem az *Aconitum vulparia*, *Melica picta*, *Waldsteinia geoides* (mind Acskó-gerinc alja) előfordulását.

Bükkösök (*Melittio-Fagetum*) elszórva és kisebb foltokban reprezentáltak. A Busa-tető és a Kecskés-tető északi lejtőjén idősebb állományait is megtaláljuk. Szépek a Mész-hegy oldalban meglévő bükkösök is, igaz ezek kisebb kiterjedésűek, néhol *Luzula luzuloides* aljnövényzettel (*Maianthemum bifolium*, *Prenanthes purpurea* fajokkal). A jobb állapotú bükkösökben található az *Aconitum vulparia* (Óvár-tetőalja), *Corallorhiza trifida* (Vecsem-bükk), *Daphne mezereum* (Szobolya-szék, Vecsem-bükk, Kerek-hegyalja), *Epipactis microphylla* (Dusa-oldal), *Maianthemum bifolium* (Szobolya-szék, Vecsem-bükk), *Petasites albus* (Kerek-hegyalja), *Polystichum aculeatum* (Acskó-forrás), *Prenanthes purpurea* (Szobolya-szék, Vecsem-bükk), *Rosa pendulina* (Szobolya-szék, Vecsem-bükk) adata. A Pagonyi-kazaltól északra ebben a társulásban *Rosa pendulina* és *Sesleria heufleriana* is előfordul.

### Szikla- és szurdokerdők

Az Alsó-hegy fennsíkjának déli peremén a hársas-körisések (*Tilio-Fraxinetum*) gyakoriak, de ugyanilyen elterjedt a hűvös klímájú sziklaerdő (*Mercuriali-Tilietum*) is a töbrökben, sőt itt egyes helyeken szurdokerdő (*Phyllitidi-Aceretum*) is kialakult. Tornanádaska felett a Pagonyi-kazal eredendően szintén hársas-körises lehetett, azonban a helybéli lakosság illegális fakitermelése miatt mára inkább degradálódott sziklaerdő – néhol azért jobb foltokkal tarkítva. Ezen a peremen térképezett hársas-körisések is rejtegetnek jó fajokat, mint pl. a *Carex brevicollis*, *Carex michelii*, *Cephalanthera damasonium*, *Lathyrus pisiformis*, *Lilium martagon*,

*Maianthemum bifolium*, *Melica picta*, *Melittis grandiflora*, *Piptatherum virescens*, *Thalictrum minus*, *Waldsteinia geoides*. Tipikus megjelenésében és fajkészletében a Körte-zsomboly körüli állomány, ahol *Carex brevicollis*, *Daphne mezereum*, *Festuca altissima* él a társulásban, ezen kívül megtaláljuk a *Sorbus aucuparia*-t is, és a Vecsem-bükk keleti felén pedig a ritka *Lathyrus pisiformis*-t. Szépek a Magas-tető, Poronya-tető erdei, különösen a keleti oldal észak-dél irányú gerince tipikus. Hasonlóan tipikus és szép állományt találunk a Mész-hegy gerincén, a Busa-tetőn, a Mayer Pál-tetőn, az Éles-tetőn (ez az egyik legszebb sziklás állomány), a Közép- és a Kecskés-tetőn. A sziklaerdők határsávjában, tehát az Alsó-hegy fennsíkján húzódó és fellelhető állományaiban a következő említendő fajok élnek: *Astrantia major*, *Berberis vulgaris*, *Cephalanthera longifolia*, *Cephalanthera rubra*, *Daphne mezereum*, *Dryopteris assimilis*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, *Epipactis purpurata*, *Festuca altissima*, *Geranium palustre*, *Lilium martagon*, *Maianthemum bifolium*, *Melica picta*, *Melittis grandiflora*, *Nepeta pannonica*, *Paris quadrifolia*, *Piptatherum virescens*, *Polygonatum verticillatum*, *Potentilla alba*, *Prenanthes purpurea*, *Pyrola minor*, *Rosa pendulina*, *Rubus hirsutus*, *Sesleria heufleriana*, *Sorbus aria*, *Sorbus aucuparia*, *Sorbus torminalis*, *Waldsteinia geoides*.

Tovább vizsgálendő a hársas-körisések (*Tilio-Fraxinetum*) reliktum jellege és szerepe az edafikus társulások között. Lehet, hogy meg kellene elégednünk azzal, hogy a nevezett társulás nem reliktum jellegű, hanem „csupán” a sziklás-karros oldalak és gerincek edafikus hatás alatt álló klimax erdeje? Ezt a kérdést a tágabb környezet bevonásával, cönológiai analízisével lehetne elvégezni.

Különösen izgalmas társulás alakult ki a Szádvár szinte függőleges északi expozíciójú mészkö falain, amely fiziognómiában leginkább a *Tilio-Sorbetum*-hoz hasonlatos, de fajkészletéből hiányoznak a szubalpin magashegységi fajok, ennek ellenére idézi a Bükkből leírt és a Szádelői-völgyből is felismert társulást. A karszterület szlovák oldalán, még a Pelsőci-plató északi letörésén, a hazai oldalon az Esztramoson tapasztaltam hasonló esetet, így a szádvári példa nem egyedüli. A reliktumok hiánya miatt és a kontinentális elemek magas arányára tekintettel előzetesen a társulásnak a *Waldsteinio-Sorbetum* nom. prov. megkülönböztető nevet szántam. További vizsgálatát az állományok felderítésével és felvételezésével jelenleg is végezzük. Sajátos fajkészletét az *Aconitum anthora*, *Festuca altissima*, *Polypodium interjectum*, *Sesleria heufleriana*, *Sorbus graeca*, *Spiraea media*, *Tilia cordata*, *Tilia platyphyllos* (sajnos ezt a helybéliek is tudják), *Waldsteinia geoides* lista mutatja.

Az Alsó-hegy fennsíkjának sziklás töbreiben, valamint pl. a Mész-hegyen, Busa- és Éles-tetőn a hársas-körises foltokhoz helyenként montán sziklaerdők (*Mercuriali-Tilietum*) is csatlakoznak. Néhány említendő faj a

társulásokból: *Cephalanthera longifolia* (Mész-hegy), *Festuca altissima* (Éles-tető), *Melica picta* (Éles-tető), *Piptatherum virescens* (Éles-tető), *Rosa pendulina* (Éles-tető), *Sorbus aria* (Mész-hegy, Mayer Pál-tető), *Spiraea media* (Éles-tető), *Thalictrum minus* (Magas-tető), *Phyllitis scolopendrium* (Magas-tető). Ugyanakkor maga a társulás leginkább északi expozícióban mutatkozik legszebben (a töbröket nem számítva), így pl. a Dusa-oldalban, vagy a Szádváron, a Csizma-kőn. Egyik legértékesebb állománya a Vecsem-bükk fennsíkján, a Banán-zsomboly körül található *Daphne mezereum*, *Festuca altissima*, *Maianthemum bifolium*, *Paris grandiflora*, *Polygonatum vericillatum*, *Ribes alpinum*, *Senecio nemorensis* subsp. *fuchsii*, *Sorbus aucuparia* fajokkal. Hasonlóan jók az Almási-zsomboly peremén, a Baglyak szakadéka zsombolytól északra, a 41-es határkarótól keletre levő töbröperemen (itt virágzó és 1,5 m-es *Rosa pendulina*, *Sambucus racemosa* egyedek) kialakult sziklaerdők is. A töbrök mellett legjelentősebb a már említett Csizma-kő sziklaerdeje mind kiterjedésében, mind fajkészletében: *Aconitum anthora*, *Erythronium dens-canis*, *Festuca altissima*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Gymnocarpium robertianum*, *Phyllitis scolopendrium*, *Polypodium interjectum*, *Prenanthes purpurea*, *Waldsteinia geoides* előfordulásával.

Szurdokerdő (*Phyllitidi-Aceretum*) kialakulása és előfordulása meglehetősen ritka, a korábban már vázolt okok miatt. Elsőként megemlíthető egy karakterekben meglehetősen szegény állomány a Mocsolya-patak áttörésénél, de ismert ellenkező példa is, a Vecsem-bükk fennsíkjáról. Itt fordul elő töbröben több állománya is, melyek közül néhány igen szép és tipikus fajkészletű is: pl. *Adoxa moschatellina*, *Daphne mezereum*, *Lunaria rediviva*, *Phyllitis scolopendrium* fajok előfordulásával jellemezhető. Megemlíthető még egy kicsiny folt a Dusa-oldal északi aljában *Polypodium interjectum*-mal és *Phyllitis scolopendrium*-mal.

A Ménes-völgyben és környékén találunk még dolomit alapkőzetet, melynek erdőtársulása a már tárgyalt igen érdekes és újszerű *Convallario-Fagetum* nom. prov. Magát a társulást a mészkedvelő bükkösök csoportjába helyezhetjük, vagyis elsősorban edafikus hatás alatt álló, fajgazdag bükkös-ről van szó. A dolomit oldalak és gerincek kiemelhető jobb fajai: *Aconitum vulparia* (Acskó-gerinc), *Aquilegia vulgaris* (Páska-bükk), *Berberis vulgaris* (Páska-bükk), *Calamagrostis varia* (Páska-bükk), *Cephalanthera damasodnium* (Acskó-gerinc), *Clematis recta* (Páska-bükk), *Epipactis atrorubens* (Páska-bükk), *Epipactis helleborine* (Acskó-gerinc), *Epipactis microphylla* (Páska-bükk), *Frangula alnus* (Páska-bükk), *Sorbus aria* s.l. (Páska-bükk). Egy másik állománya a Lizina kúpján, mely szintén hasonlóan fajgazdag, az alábbi növényekből tevődik össze: *Allium montanum*, *Calamagrostis varia*, *Calamintha sylvatica*, *Carex humilis*, *Epipactis atrorubens*, *Epipactis helleborine*, *Epipactis microphylla*, *Inula ensifolia*, *Piptatherum virescens*,



*Pimpinella major*, *Sorbus buekkense*, *Sorbus graeca*, *Teucrium montanum*, *Thalictrum minus*.

### Xerotherm társulások

Melegkedvelő tölgyes–karsztbokorerdő–sztyeppré komplex (*Corno-Quercetum–Ceraso-Quercetum–Pulsatillo-Festucetum rupicolae*) a Középtető déli oldalát borítja. Melegkedvelő tölgyest találunk még az Éles-tetőn is, azonban kiterjedésében ez elmarad az előbbitől. Ezeken túlmenően igen jelentős kiterjedésű a Szádvár déli oldalának bokorerdeje. Itt él a *Juglans regia* (terjedése tapasztalható a területen), *Orchis purpurea*, *Stipa pulcherrima*, *Thalictrum minus*. Ezen túl a Sima-kő déli oldalának xerotherm társulásai is fontosak. Itt az *Adonis vernalis*, *Cerasus mahaleb*, *Juglans regia* fordul elő. Az igazi kiterjedését a társulás azonban az Alsó-hegyen éri el. Mivel egy délre néző mészkő alapkőzetű hegyoldalról van szó, kiválóak az adottságok a xerotherm erdők létrejöttéhez. Korábban valószínűleg ezek is lehettek az Alsó-hegy-lejtőn, de a legeltetéssel, fakitermeléssel megszüntették állományaikat. Jól látható a településektől távolabbi területek zártabb tölgyes és bokorerdő foltjai, míg ezzel szemben a Komjáti és a Tornanádaska feletti hegyoldalak degradáltak, illetve záródó–cserjésedő gyeppálmányok. A cserjésedés leggyakrabban rózsákkal, galagonyával történik, csak néhol találunk természetes erdő előörsöket, mint pl. tölgycsemete, sajmeggy stb. A gyepek gazdag fajkészletűek néhol, sőt az unikális *Onosma tornense* hazai legnagyobb populációi is itt fordulnak elő. Megfigyelhetjük a Hídvégárdó határátkelőhely felé eső területet, amely zárt erdővel borított: gyertyános tölgyessel és melegkedvelő tölgyessel, sőt még bükköst is fellelhetünk a Vendégi-hegy völgyeiben. Melegkedvelő tölgyesben (*Corno-Quercetum*), a határsávban fellelhető az *Adonis vernalis*, *Allium montanum*, *Alyssum montanum*, *Berberis vulgaris*, *Jovibarba hirta*, *Silene longiflora*, *Teucrium montanum*. Az Alsó-hegy déli oldalának nyílt és záródó tölgyeseiben (*Ceraso-Quercetum pubescentis*, *Corno-Quercetum*) és záródó sziklagyepeiben (*Campanulo-Festucetum pallentis stipetosum*, *Pulsatillo-Festucetum rupicolae caricetosum humilis*) összesítve az alábbi fajokat találjuk: *Adonis vernalis*, *Anthemis tinctoria*, *Artemisia pontica*, *Asparagus officinalis*, *Asyneuma canescens*, *Berberis vulgaris*, *Bupleurum affine*, *Calamintha sylvatica*, *Campanula rotundifolia*, *Carduus collinus*, *Carex humilis*, *Carex michelii*, *Cytisus ciliatus*, *Cytisus hirsutus*, *Gentiana cruciata*, *Hippocrepis comosa*, *Linum tenuifolium*, *Melica picta*, *Nepeta pannonica*, *Onosma tornense*, *Poa badensis*, *Saxifraga tridactylites*, *Sempervivum marmoreum*, *Sesleria heufleriana*, *Sorbus aria*, *Sorbus torminalis*, *Stipa pulcherrima*, *Teucrium botrys*, *Thalictrum minus*, *Thlaspi jankae*, *Tunica prolifera*, *Waldsteinia geoides*. Ehhez járulnak még a társuláscsoport degradációt jelző elemei, az egykori telepítést követő spontán

invázió folyamata, ahol több faj is terjed: *Ailanthus altissima*, *Amorpha fruticosa*, *Fraxinus ornus*, *Pinus nigra*, *Juglans regia*.

Száraz és másodlagos gyepeket és cserjésedő foltokat Derenk körül is találunk. Ezekben fontos florisztikai előfordulások: *Carex michelii* (Éles-tető), *Cirsium pannonicum* (Mész-hegy), *Cleistogenes serotina* (Éles-tető), *Gentiana cruciata* (Vigyorovka), *Nepeta pannonica* (Derenk, Vigyorovka), *Scorzonera purpurea* (Derenk), *Thalictrum minus* (Mész-hegy).

### Vízhez kötött társulások

Égereseket (*Aegopodio-Alnetum*) a Mocsolya-patak forrásánál lehetett térképezni, mocsár és lápréteket a Kecskés-völgy és Mocsolya-völgy találkozásánál találunk *Eriophorum latifolium*, *Geranium palustre*, *Carex panicea* előfordulásával. Jelentős kiterjedésű a Berek-völgy sásos mocsárréte is. Fontos élőhely a Melegvíz-forrás elgátolásával létrejött égeres, habár jobb fajai nincsenek, de jelentős kiterjedése miatt és állandó vízellátásának következtében potenciálisan értékes terület. Megemlítem az *Alisma plantago-aquatica*, *Cephalaria pilosa*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, *Galium uliginosum*, *Peucedanum palustre*, *Poa palustris*, *Scrophularia umbrosa* előfordulását. Ettől kicsit nyugatabbra, a Pasnyag-forrásnál levő mocsárréten találjuk a *Carduus crispus*, *Dipsacus sylvestris*, *Galega officinalis*, *Stachys palustris* fajokat. Szép mésztufapados égeres (*Aegopodio-Alnetum*) van a Zúgó-forrás alatt, sok *Acer campastre*-vel a lombkoronaszintben, a patakmederben *Pellia endiviifolia* májmoha borítással. Forrásláp (kőrsláp) a Nagy-Bene délnyugati oldalában térképezhető, sásos mocsár- és láprétek a Ménes-völgyben (itt *Carex flava*, *Cirsium oleraceum*, *Equisetum telmateia*, *Galium uliginosum*, *Geranium palustre* előfordulásával), és az Acskó-völgyben található. Ritkább előfordulású fajok még: *Cirsium oleraceum* (Tetves-forrás), *Dryopteris dilatata* (Nagy-Bene-oldal), *Equisetum telmateia* (Tetves-forrás, Ménes-völgy, Nagy-Bene-oldal, Szádvár keleti völgye), *Listera ovata* (Nagy-Bene-oldal).

### Hegyi rétek és telepített fenyvesek

Telepített lucosok (*Picea abies*) és fekete- (*Pinus nigra*), valamint erdei fenyő (*Pinus sylvestris*) állományok meglehetősen gyakoriak a térségben. Sokszor meglévő lombos erdőkbe is ültettek belőlük, amelyek társulástaniilag jellegtelenítik az erdőket. Florisztikailag viszont csupán a magasabb fennsíkok töbreinek lucos telepítései említhetők. Itt nem ritka az *Astrantia major*, *Daphne mezereum*, *Dryopteris dilatata*, *Dryopteris assimilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Polygonatum verticillatum*, *Senecio nemorensis* subsp. *fuchsii*. Ennél gyakoribb a déli oldalon telepített feketefenyő (*Pinus nigra*) és a spontán felterjedő virágos kőris (*Fraxinus ornus*) és bálványfa

(*Ailanthus altissima*) az egykori telepítés eredményeként, nagy problémát adva az aktív természetvédelemnek.

A jobb állapotú hegyi réteken fordul elő a *Hypericum maculatum* (Vápenyica töbörben), *Rubus saxatilis* (Sós-ládától északra töbörben, Vápenyica töbörben). Az Acskó-völgyben az út mellett egy példány *Gleditsia triacanthos* is él. Hídvégardó határában az út menti padkán és árokban egyes években a *Senecio doria* terjedése volt tapasztalható.

### Köszönetnyilvánítás

Köszönöm a vegetációtérképezést elsőként is szorgalmazó Sz. Tóth Erika és Horváth Róbert támogatását, Salamon Gábor kitüntető figyelmét, segítségét. Munkám során számos alkalommal volt lehetőségem élvezni Szomorad Ferenc, Rózsa Sándor, Farkas Tünde megkülönböztetett bánásmódját, köszönöm nekik is a sok segítséget. Lehetőséget kaptam a Nemzeti Park Igazgatóságtól a kutatási területtel levegőből való ismerkedésére is, mely repülés egy másik oldalról mutatta meg nekem e szépséges táj arcát.

Az 1997–2002 között végzett vegetációtérképezést részben a Bolyai János kutatási ösztöndíj is támogatta.

### Irodalom

- BORBÁS, V. (1896): Abaúj-Torna vármegye flórája. – Magyarország Vármegyei és városai. 439–446.
- BORHIDI, A. (2003): Magyarország növénytársulásai. – Akadémiai Kiadó, Budapest
- BOROS Á. (1930): Florisztikai közlemények I. – Botanikai Közlemények 21.
- BOROS Á. (1935): A Szilicei és Barkai jégbarlangok növényzete. – Botanikai Közlemények 32: 104–114.
- BOROS Á. (1968): Bryogeographie und Bryoflora Ungarns. – Akadémiai Kiadó, Budapest
- DOSTAL, J. (1933): Geobotanický prehled vegetace Slovensého Krasu. – Vestn. Král. Ces. Spolec. Nauk. Tr. 2. 1–46.
- FARKAS T., GRUBER P., SZÜTS F. (2000): A Corallorhiza trifida Chat. előfordulása a Tornai-karszton. – Kitaibelia 5: 339–341.
- GYARMATI A., MARSCHALL Z. (1996): Results of bryological research in Aggtelek National Park in the frame of complex ecological state assesment. Research in Aggtelek National Park and Biosphere Reserve. 269–274.
- HULJÁK, J. (1926): Florisztikai adatok a Gömör-szepesi Érchegeység és az Eperjes-tokaji Hegylánc területének ismeretéhez. – MBL 25: 266–269.
- HULJÁK, J. (1937): Az Erythronium dens-canis és néhány érdekesebb florisztikai adat a Magyar Középhegységből. – BK 34. p. 45–48.
- HULJÁK, J. (1938): A Calluna vulgaris és néhány más érdekesebb növény a Gömör-Tornai Karszt vidékéről. – BK 35. p. 218–220.
- JAKUCS, P. (1951): Új adatok a Tornai Karszt flórájához, tekintettel a xerotherm elemekre. – Ann. Biol. Univ. Hung. 1: 245–260.

- JAKUCS, P. (1952): Újabb adatok a Tornense flórájához. – *Ann. Biol. Univ. Hung.* 2: 235–243.
- JAKUCS, P. (1953): Pflanzensystematische Angaben aus dem Tornaer Karst. – *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung.* 3. p. 79–91.
- JAKUCS, P. (1954a): Florisztikai adatok a Tornai Karsztról. – *Bot. Közl.* 45. p. 255–257.
- JAKUCS, P. (1954b): Mikroklímamérések a Tornai Karszton, tekintettel a fatömeg-produkcióra és a karsztfásításra. – *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung.* tom 5. p. 149–173.
- JAKUCS, P. (1955): Geobotanische Untersuchungen und die Karstaufforschung in Nordungarn. – *Acta Bot. Hung.* 2. p. 89–131.
- JAKUCS, P. (1956): Karrosodás és növényzet. – *Földrajzi Közlemények* p. 241–249.
- JAKUCS, P. (1961a): Az Északi Középhegység keleti felének növényzete. – *Földrajzi Értesítő* 10. p. 357–377.
- JAKUCS, P. (1961b): Die Phytozoologischen verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- JAKUCS, P. (1962): A domborzat és a növényzet kapcsolatáról. – *Földrajzi Értesítő* 11.
- JAKUCS, P. (1967a): Phyllitidi-Aceretum subcarpathicum in nordöstlichen Teil des ungarischen Mittelgebirges. – *Acta Bot. Hung.* 13. p. 61–80.
- JAKUCS, P. (1967b): Complex Vegetation Mapping in the Hungarian Medium Mountains and its Connections with Practical Forestry. – *Acta Agronomica* tom 13. Fasc. 3–4.
- JAKUCS, P.–JURKO, A. (1967): Querco-Carpinetum waldsteinietosum eine neue subassoziation aus dem Slowakischen und Ungarischen Karstgebiet. – *Biologia* 22. 321–325.
- KÉZDY, P. (1997a): A Sorbus L. emend Cr. nemzetség az Aggteleki Nemzeti Park területén. – kutatási jelentés, ANPI Jósvafő
- KÉZDY, P. (1997b): A hazai flóra endemikus Sorbus kistípusainak taxonómiai vonatkozásai. – *Kitaibelia* II. 2. p. 193–196.
- LESS, GY. (1998): Földtani felépítés. In Baross G. (szerk.): Az Aggteleki Nemzeti Park. Mezőgazda Kiadó, 26–66.
- LESS, N. (1998): A Délkeleti-Bükk lejtősztyeppréjei. – *Kitaibelia* 3 (1): 23–35.
- NAGY, D. (2003): Tájéktörténeti kutatások a Gömör-Tornai-karszton I. A történelmi táj rekonstrukciója az ANP környezetében az I–III. Katonai Felmérések alapján. Kutatások az Aggteleki Nemzeti Parkban. ANP füzetek II. Jósvafő
- ROZLOZNÍK M., KARASOVÁ E. (eds) (1995): Slovensky Kras. 479 pp.
- SCHMOTZER, A. (2003): A gyepterkezelések hosszú távú botanikai vizsgálatának előzetes eredményei az Aggteleki Nemzeti Park területén. Kutatások az Aggteleki Nemzeti Parkban. ANP füzetek II. Jósvafő
- SZÜTS, F. (2003): A tornai vértő (Onosma tornense Jáv.) magyarországi előfordulásának pontterképezése és ökológiai vizsgálata. Kutatások az Aggteleki Nemzeti Parkban. ANP füzetek II. Jósvafő
- SOMLYAY, L. (2000): Adatok a Dunazug-hegység, a Tornai-karszt és környéke flórájához. – *Kitaibelia* 5 (1): 47–52.
- SOMLYAY L., LÖKÖS L. (1999): Florisztikai és taxonómiai kutatások a Tornense területén. – *Kitaibelia* IV. I. p. 17–23.

- SZERDAHELYI, T. (1991): Coenological position of the *Dracocephalum austriacum* L. (Labiatae) in the Aggtelek National Park (Hungary). – *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 83. p. 225–237.
- SZMORAD, F. (1999): Adatok az Aggteleki-karszt és a Galyaság flórájához I. – *Kitaibelia* IV. 1. p. 77–82.
- SZMORAD, F. (2000): Adatok az Aggteleki-karszt és a Galyaság flórájához II. – *Kitaibelia* V. 1.
- SZOLLÁT, GY. (1999): A *Lathyrus pisiformis* L. egyik termőhelyi adatának megerősítése. – *Kitaibelia* 4 (2): 424.
- SZOLLÁT, GY. (1999): Az *Orchis mascula* ssp. *signifera* (Vest) Soó a Tornai-karszton 1989-ben újonnan talált lelőhelyének utólagos (egyben első hivatalos) közlése. – *Kitaibelia* 4 (2): 423.
- THAISZ, L. (1908): Adatok Abaúj-Torna vármegye flórájához. I., II., III. – *Növénytani Közlemények*. 7: 131–132., 8: 247–257., 9: 222–230.
- TÓTH, E. (1996): List of vascular plants of Aggtelek National Park and Biosphere Reserve (1997). Research in Aggtelek National Park and Biosphere Reserve. 275–298.
- UJVÁROSSY, A. (1998): Földrajzi helyzet, éghajlati viszonyok. In: Baross G. (szerk.) *Az Aggteleki Nemzeti Park. Mezőgazda Kiadó*. 22–25.
- VARGA, Z. (1989): Die Waldsteppen des pannonischen Raumes in biogeographischer Sicht. *Düsseldorfer Geobot. Koll.* 6: 35–75.
- VARGA, Z. (1995): Geographical patterns of biological diversity in the Palearctic region and the Carpathian basin. – *Acta Zool. Hung.* 41: 71–92.
- V. SIPOS J., VARGA, Z. (1998): Az Aggteleki-karszt felszázaz gyepeinek (*Cirsio pannonicae* – *Brachypodium pinnati*) fitocönológiai jellemzése. – *Kitaibelia*, III. 2. p. 347–348.
- VARGA Z., VARGÁNÉ SIPOS J., HORVÁTH R., TÓTH E. (1998): Az Aggteleki-karszt élővilága. In: Baross G. (szerk.) *Az Aggteleki Nemzeti Park. Mezőgazda kiadó*. 254–332.
- VOJTKÓ, A. (1994): Adatok a Bükk hegység flórájához. – *Botanikai Közlemények* 81: 165–175.
- VOJTKÓ, A. (1997, 1998, 1999, 2000, 2001): Az Aggteleki Nemzeti Park 1:10 000-es vegetációtérképezése. Éves kutatási jelentések I., II., III., IV., V. ANP I. Jósvafő
- VOJTKÓ, A. (1997): Új adatok a Tornai-karszt flórájához és vegetációjához. – *Kitaibelia* II. 2: 248–249.
- VOJTKÓ, A. (2001): Növényföldrajzi jellemzés. In: Vojtkó, A. (szerk.): *A Bükk hegység flórája*. Sorbus Kiadó, Eger. 20–44.
- VOJTKÓ, A. (2003): A Tornai-karszt többreinek cönológiai jellegzetességei. – *Botanikai Közlemények* 90:167–168.
- VOJTKÓ A., SCHMOTZER A., PIFKÓ D., FARKAS T. (1998): A *Carex hartmanii* Cajander újabb előfordulása és más kiegészítések a Tornense flórájának és vegetációjának ismeretéhez. – *Kitaibelia* III. 2. p. 279.



## **Tree-dimensional Organization of Thylakoid System in Granal Chloroplasts and its Functional Role**

**Mustárdy, L.**

*Institute of Plant Biology, Biological Research Center, Hungarian Academy of Sciences, H-6701 Szeged, Hungary*

**Abstract.** In the chloroplasts of mesophyll cells of  $C_3$  and  $C_4$  plants the thylakoid membranes shows multiple helices of stroma lamellae around the cylindrical grana. Although this spatial relationship has been known for more than two decades, most textbooks and research papers continue to contain erroneous 3D models and simplified schemes. These reviews presents a detailed computer model, based on electron microscopic observations and explain the ontogenetic formation and functional importance of this unique structure.

### **Development of 3-dimenzional view**

The electron microscopic investigations of thin section of chloroplast showed numerous flattened membrane sacs, called thylakoid. Thylakoid membranes are the internal membranes of chloroplasts, which accommodate all light-harvesting and energy-transducing functions. They are embedded in an aqueous matrix, called the stroma, which is surrounded by double envelope membrane (Fig 1). The thylakoids fell into two general size ranges. The smaller sizes around  $0.5\ \mu\text{m}$  in diameter are appressed and form grana stacks. The larger sizes, called stroma thylakoids, are continuation of every second or third grana and interconnect the grana stacks. From this view was constructed the first simple model by Menke (1960). Weier *et al.*, constructed a tubular model in 1961, which shows an anastomosing system of membranous channels. This concept was an artifact caused by  $\text{KMnO}_4$  instead of glutaraldehyde fixation (Falk and Sitte, 1963).

The further detailed studies on the sections revealed, that in some cases the stroma thylakoid is not continued from one granum disc but interconnect

two of them. From this arrangement it was concluded, that the stroma thylakoids could intersect the granum at an angle. In the three-dimensional interpretation by Heslop-Harrison (1962) showed, that one stroma lamella interconnects all the grana compartments. The consequence of this arrangement was that all the interthylakoidal space (loculus or lumen) might be a continuum in the lamellar system. This idea was further persuaded by Wehrmeyer (1964), who proposed that a single stroma lamella could exist in a spiral or helical arrangement around the granum being connected a few individual granum compartment. This general idea was elaborated by Paolillo (1970), who proposed that more than one stroma lamella could be helically attached and confirmed with the aid of a complete series of sections (Mustárdy and Brangeon 1978; Brangeon and Mustárdy 1979). The helical organization of the stroma lamellae around the grana can also be seen in other, more conventional (i.e. non-serial-section) electron micrographs. For instance, in thin sections the helices become evident when the section plane crosses the marginal region of the granum (Fig. 3a). In this relatively rare case, the thin section exposes the stroma membranes in their tilt positions and the granum stacks remain masked, or not included in the section.

The helical arrangement of the stroma thylakoids can also be seen on freeze etching replicas (Staehelin, 1986) (Fig. 3b) and it is most clear in scanning electron micrographs of isolated grana obtained by sonication and differential centrifugation (Mustárdy and Jánossy, 1979) (Fig. 3c). This figure shows that a helical strip of the stroma membranes covers the granum 'pillar'.

Based on these electronmicroscopical observations a detailed computer model was constructed, showing the striking 3D structure with the stroma membrane helically wound around the granum (Mustárdy and Garab, 2003) (Fig. 4).

These helical granum-stroma assemblies are fused together as it can be seen on the serial section electron micrographs, i.e. the cylindrical granum of stacked membranes surrounded by multiple helices of the stroma thylakoids, are interconnected by fusion at the 'outer edges' of stroma membranes (Fig. 5). Evidently, this can be extended to the entire chloroplast, which lends a substantial stability to the thylakoid membrane system. It is shown by sequential thin sections that – as a consequence of the helical organization – the stroma membranes originating from one level of the multilamellar granum run to different levels on the 'opposite side' (i.e. on the interconnected granum) (Fig. 5a-c). The electron micrographs also show that the width of the pillars, i.e. the relative lengths of the granum membranes with respect to the stroma thylakoids, can vary inside a single granum. This probably reflects local variations in the composition during the build-up of the granum structure. Clearly, transient de-stacking of membranes in the marginal sections can also



induce such variations, and thus the membrane system must therefore be considered to exhibit substantial structural flexibility.

### **Functions based on ultrastructure**

More than 30 years ago Boardman and Anderson (1964) have revealed that the differentiation of thylakoids into granum and stroma membrane regions reflects a compositional and functional difference. The two photosystems are spatially separated: photosystem II (PSII) and its main chlorophyll a/b light-harvesting complex, LHCII, are found predominantly in the stacked membranes; this region is largely deficient in photosystem I (PSI) and LHCI, which are enriched in the stroma membranes (Andersson and Anderson, 1980). Separation of the two pigment systems is probably important in preventing unregulated excitation energy flow between the two photosystems (Anderson and Andersson, 1988; Trissl and Wilhelm 1993). Without this, PSI, which is much faster than PSII, would disturb the balance of the energy distribution between the two photosystems. It is known that LHCII has large self-aggregation ability. Indeed, LHCII has been shown to stabilize the granum ultrastructure, and to participate in the cation-mediated stacking of the membranes (Arntzen, 1978; Duniec et al., 1981; Barber, 1982). The abundance of LHCII in the granum suggests that these antenna complexes also play a structural role to separate the two photosystems. These light-harvesting complexes have also been shown to be involved, via electrostatic and osmotic forces, in the lateral organization of the membranes (Garab et al. 1991). Separation of the two photosystems (the LHCII-PSII and LHCI-PSI supercomplexes) between stacked and unstacked regions evidently requires a lateral force, such as that which governs the formation of LHCII-containing macrodomains (Garab and Mustárdy, 1999). The fact that in all LHCII-containing chloroplasts the two photosystems are segregated between the granum and stroma membranes suggests that LHCII may be involved not only in stacking but also in the lateral separation of PSII and PSI.

The helical arrangement of the stroma thylakoids around the cylindrical granum stacks has several functions. The continuity of the membrane is obviously warranted within the same granum-stroma assembly. The fusion of two (or more) stroma membranes at the edges ensures the continuity between the two types of membrane for the entire chloroplast. The continuum of the membrane system is evidently important for the diffusion of mobile components between the two regions (like plastocyanin). The 3D organization of the membrane may have special significance in the PSII repair cycle, during which the damaged particles are transferred from the granum to the stroma membranes where they are repaired and reassembled and then transferred back to the stacked region (cf. Melis 1991; Russel *et al.*

1995). It is tempting to speculate that the repair, which is a complex process, can be performed only at certain sites where both the key enzymes and the ribosomes are available, e.g. on the 'top' of the stroma membranes which is fully exposed to the stroma liquid. The spiral organization of these membranes and the multiple connections to the granum can facilitate the diffusion of the components from these special sites to any target. A similar mechanism may apply virtually to all components of the granum membranes, which are inserted in the stroma membranes and then 'slide' to the stacked region.

At the same time the openings on the 'sacs' ensure ionic conductance in a lateral direction between the inner aqueous phases of granum and stroma thylakoids. Further, stroma thylakoids by spiralling up and around the stacks ensure that all inner compartments of a granum are electrically connected. Finally, fusions of adjacent stroma thylakoids wound around neighboring stacks interconnect adjacent grana (cf. Mustárdy 1996). By this means the inner aqueous phases of all thylakoids in the chloroplast become electrically connected to each other. The electrochemical gradients are rapidly 'delocalised' for the entire thylakoid system, and thus the transmembrane pH and electric potential gradients become essentially uniform (Junge 1977; Mitchell 1977).

### Ontogenetic assembly of thylakoids

The spatial relationship of grana and stroma thylakoids during chloroplast differentiation can be most successfully studied by serial section analysis at different levels of ontogenesis. This approach was taken with *Lolium multiflorum* seedlings (Mustárdy and Brangeon, 1978; Brangeon and Mustárdy, 1979) in which four developmental stages of leaves were selected to follow the ontogenetic assembly of thylakoids by analysis and reconstitution of serial sections of developing chloroplasts.

In meristematic tissues the intrachloroplastic lamellae show a few pro-thylakoids of varying length distributed apparently at random within the proplastids (Fig. 6a). However, views of reconstituted serial sections reveal a single lamellar entity rather than separate and independent units. Thylakoids can be traced to a „parent entity” which has apparently split and given rise to several branches of different length. In some cases, the pro-thylakoid form is flattened and funlike, although apparently flexible and capable of changing orientation (Fig. 6b). In crossing this lamellar sheet, sharp cross-sectional views deteriorate into fuzzy tangential views. Some of the pro-thylakoids show a balloon-or barrel-like form with several marginal splits in the reconstituted serial sections (Fig. 6c). In cross section, these figures appear as roughly circular thylakoids with interruptions and/or as short separate lamellae, depending upon the section plane. A few rudimentary double

stacks are present at this stage. Within one proplastid, bubble-like invaginations of the inner membrane of the envelope are evident (see inset Fig. 6a) but the large, flattened lamellae are never connected to the inner envelope. Although, the possibility that these vesicles elaborate into thylakoid sheets was proposed by several authors (Hodge *et. al.*, 1956; Mühlethaler and Frey-Wyssling, 1959; Bradbeer *et. al.*, 1974), it has still not been proven.

The developing chloroplasts increase in size and become flattened. In the newly formed thylakoids most of the chlorophyll is present in the reaction centers. The light-harvesting complex, which facilitates stacking of membranes (Mullet and Arntzen, 1980), becomes associated only later with the reaction centers.

In this stage of chloroplast development the newly synthesized thylakoids are disposed parallel to one another and to the equatorial plane of chloroplasts (Fig. 7a). In the partial serial section the aligned thylakoids are revealed as individual broad sheets often traversing the width of the plastid (Fig. 7b). However, when the sections cross in a right angle, lamellar connections are encountered at the plastid ends (Fig. 7a arrow-heads). During this differentiation step there is an occurrence of multiple perforations dispersed throughout the lamellar sheets. This phenomenon has been sited in a variety of membrane systems, particularly in a rapidly expanding membrane (Dalton and Hagueneau, 1968). The interruptions give a beaded appearance to the thylakoids in the cross-section (Fig. 7a inset) but in the reconstituted view these are revealed as slits or tears (Fig. 7c). In this developmental stage several double or triple stacks can be observed which overlap on the top of and beneath of the lamellar sheet (Fig. 7a, arrows). The three-dimensional reconstitutions show discs of varying diameter in the course of expansion and reveal an overgrowing phenomenon (simultaneous grow and apress). These reconstitutions sometimes disclose remnants of slits alongside the overlaps which suggests that the perforations may be the sites of grana initiation. It is very likely that the edges of the lamellae are the growth points, while at the periphery of the holes, the overlapping growth pattern above and below the single lamellar sheet gives rise to stacking.

Very probable, that the appearance of light-harvesting complex at the growth points associated with PSII by its high self-aggregation capability initiates the granum formation. The lateral-aggregation of PSII particles via adhesion of peripheral light-harvesting complexes can lead to the formation of nearly homogenous region which are enriched in PSII and exclude PSI to a large extent. These so-called „macrodomains” through their head-to-head aggregations ensure the granal stacking (Garab *et. al.*, 1991; Barzda *et. al.*, 1994) and cause the separation of the two photosystems.

The parent lamellar sheet, interrupted in the vicinity of each nascent granum, constitutes a fret attachment at different levels to the stack. This arrangement maintains a continuity and consequently connects all grana that have been initiated on the same sheet. The „insertion” of the stacked discs into a lamellar sheet introduces a twist in the lamellae surrounding the developing granum, an orientation that would be the primary helix around the granum. Three-dimensional reconstitution of developing grana often reveal incomplete disc at the end of the stacks that have only a single fret connection. This shows that the granum can be increased by „overtopping” of the overgrown fret (Fig. 8b).

As the number of granum compartments increases, the fretwork is built into multiple layers. There are two types of configurations contributing to the fretwork increase. Firstly, the primary helix divide and directly give rise to a secondary helix (Fig. 8c). Secondly, numerous thylakoid „splittings” can be reconstituted during this stage (Fig. 8d). After ramifications the cleaved thylakoids extend and link into the existing helical system of neighboring granum or give an additional helix to the stack. This can happen not only in the same lamellar sheet but the growing thylakoid can also extend towards the lower (or upper) plane (Fig. 8a, arrows). From this developmental stage the parallel „parent” lamellae have been replaced by a network which interconnects at different levels.

These multiple mechanisms – lamellar expansion, perforation, overgrowth; thylakoid splitting, branching, and bridging *via* fusion – guide the morphogenesis of the intrachloroplastic network formation and lead to the mature chloroplast.

### Obsolete models still in use

The first model, proposed by Wilhelm Menke still used in some books and homepages, postulates that every second granum thylakoid is continued in sheets that intersect several grana (Fig. 2a). This oversimplified scheme does not satisfy the requirement of membrane continuity, and is inconsistent with the single intrathylakoidal (lumenal) space. This model was modified by Lexa and Crang (1997) (Virtual Cell

<http://www.life.uiuc.edu/plantbio/cell/>).

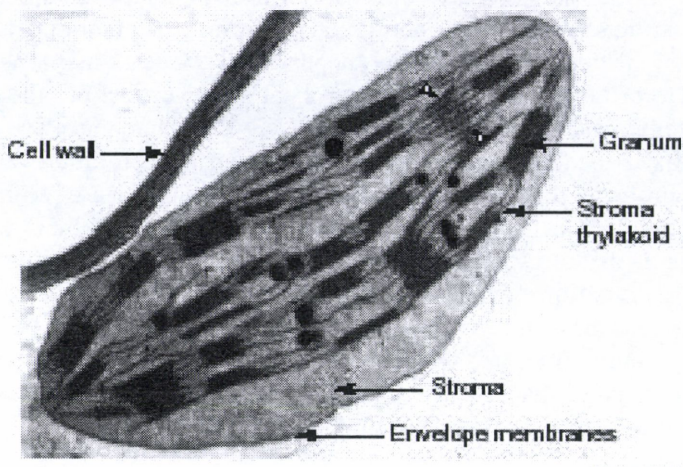
In a more frequently used, dangerously attractive model the grana are interconnected by tubes, which form a fret (Fig. 2b). This model is based on electron micrographs that suffer from a serious fixation artifact. Although tubular frets would in principle be consistent with most functions, they simply do not exist. Hence, this model should not be used, even for purposes of illustration, it is still found in many textbooks.

The folded membrane model (Fig. 2c) is most commonly used in research papers as a close-up view of the granum-stroma connection. This was

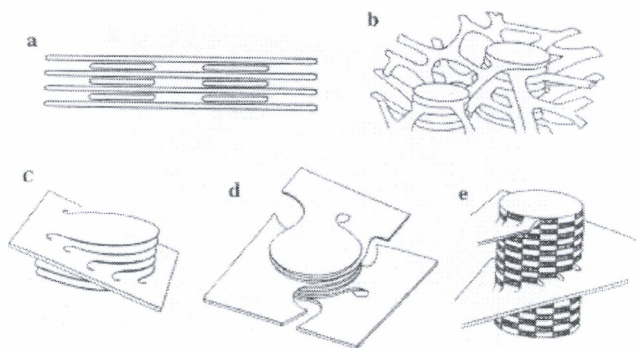
originally proposed for the illustration of the lateral heterogeneity. In this model, the stacking is thought to originate from invaginations. According to the model, stroma thylakoids do not directly continue the granum thylakoids. Instead, they form a 'fork': their 'upper' and 'lower' membranes are considered to originate from a layer 'above' and a layer 'below' the stacked pair of membranes. Such an arrangement, i.e. the interconnection of two granum compartments by a stroma thylakoid, can in fact, albeit rarely, be seen in electron micrographs. The reason for the appearance of 'forks' will be clear from the model based on serial sections. The main problem with this model is that, as ultrastructural studies on developing chloroplasts have revealed, the initiation of grana can be accounted for by the formation of multiple perforations, and by the overlapping of thylakoids at these slits, rather than invagination. It is still the model that is most frequently used in reviews and research papers; also available in a more elaborated form as a 3D computer model (Arvidsson and Sundby 1999).

**Acknowledgement**

This work was supported by research grant OTKA T042696.

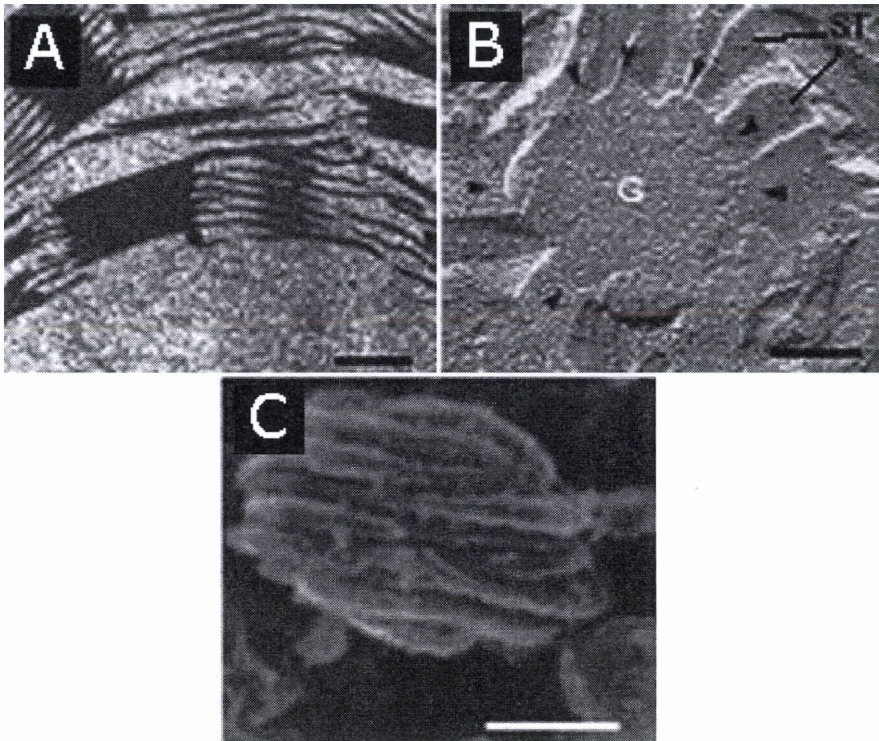


**Fig. 1** Electron micrograph of a higher plant chloroplast.

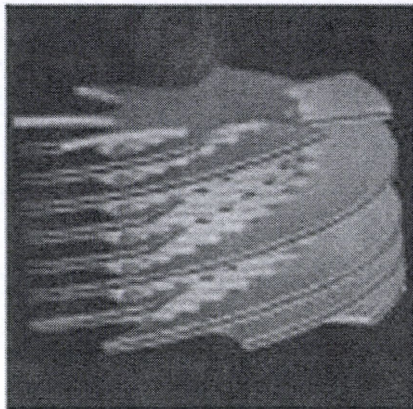


**Fig. 2** Development of models on higher plant chloroplast lamellar arrangement. (Redrawn after different authors) (a) First model proposed by Menke (1960) showing every second granum lamellae continues into the stroma and extends through several grana; (b) Cylindrical grana are interconnected by an anastomosing system of lamellar channels (Weier et al., 1963); (c) Stroma lamella intersect the granum compartments at an angle connecting them together (Heslop-Harrison, 1963); (d) Single stroma lamella interconnect the granum compartments in a helical manner (Wehrmeyer, 1964); (e) Continuous, large helices of stroma lamellae around the granum (Paolillo, 1970).

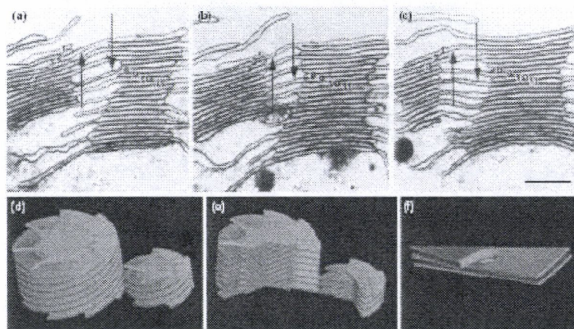




**Fig. 3** *Evidences of helical arrangement of stroma membranes around the granum by different electron microscopic techniques. (A) Part of a 'conventional' thin section of a chloroplast. On the right hand side, the micrograph shows a granum-stroma assembly with a near-median section, i.e. cut close to the margin; hence, virtually only the stroma thylakoids are to be seen, tilted at an angle of approx.  $20^\circ$  with respect to the main axis of the granum. (B) On freeze-fractured chloroplast when the fractured plane is parallel with the granum thylakoid (G), stroma thylakoid junctions (arrowheads) are arranged in a circular fashion that surrounds the granum membrane. (C) Scanning electron micrograph of an isolated granum; after sonication, the stroma thylakoids are broken down from the more rigid granum body; the narrow strips of remaining stroma lamellae exhibit a helical arrangement. (bars  $0.2\ \mu\text{m}$ .)*

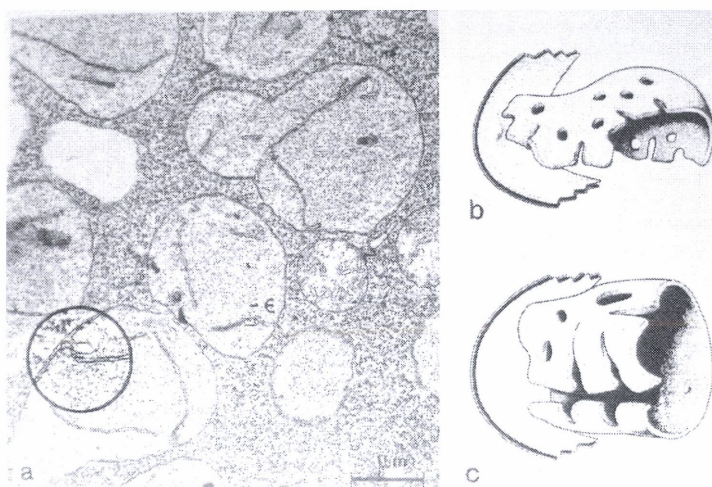


**Fig. 4** 'Computerized form' of the 3D model constructed from electron micrographs of full serial sectioning of a granum-stroma assembly. In the model, some stroma thylakoids are removed from the granum stacks to show the slits where the two types of thylakoids are connected.

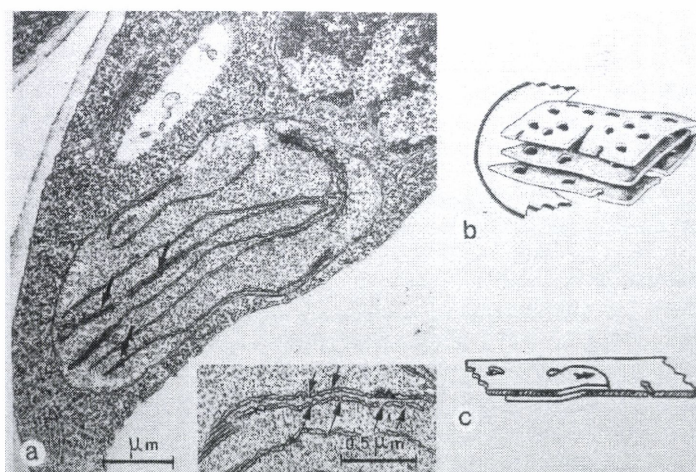


**Fig. 5** Thin sections from a full series (a-c), and different views of the 3D computer model of adjacent granum-stroma assemblies (d-e). It can be seen that the stroma thylakoids 'continue' the granum lamellae. However, for their helical arrangement the stroma thylakoids in different sections do not always run to the same thylakoid of the granum (indicated by the arrows). It is also clear (a-c) that there is a significant variation in the diameter of the stacks; this is not reflected in the schematic views in (d) and (e) which merely illustrate the fusion at the outer edges of the stroma membranes of the two grana, i.e. of the two granum-stroma units. (f) The key structural element, the 'unit cell' of the mathematical model of the granum-stroma assembly.

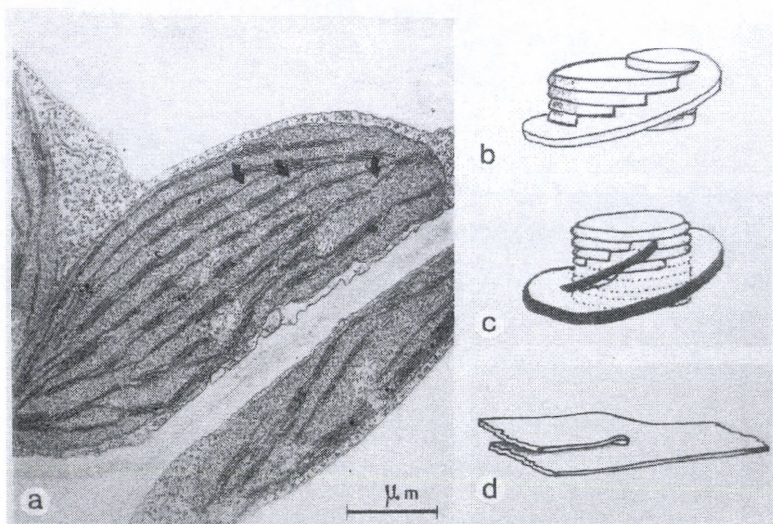




**Fig. 6** *Lolium* proplastids from meristematic tissue (a) and two reconstituted 3-dimensional views of lamellae (b and c). Circular inset shows invagination of inner plastid envelope.



**Fig. 7** Plastid profile from early stage of differentiation (a) showing parallel lamellar array with lamellar interruptions (inset-arrows) and juvenile grana stacks (arrows). At the right end of the plastid lamellar connections are evident as „parent entity” (arrow-heads). In spatial view these lamellae are independent through several sections (b) and the lamellar interruptions are revealed as slits or holes. (c) 3-dimensional reconstitution of a juvenile granum.



**Fig. 8** *Plastid profile from young chloroplast (a) showing fret connections between parent lamellar sheets (arrows). Three-dimensional reconstitutions of developing granum showing new compartment formation via overtopping (b), additional helix formation via splitting of primary helix (c) and thylakoid splitting on the lamellar sheet (d).*

## References

- ANDERSON, J. M. & ANDERSSON, B. (1988): The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion. *Trends Biochem.Sci.* **13**, 351–355.
- ANDERSSON, B. & ANDERSON, J. M. (1980): Lateral heterogeneity in the distribution of chlorophyll-protein complexes of the thylakoid membranes of spinach chloroplasts. *Biochim.Biophys.Acta* **593**, 427–440.
- ARNTZEN, C. J. (1978) Dynamic structural features of chloroplast lamellae. *Current Topics in Bioenergetics* **8**, 111–160.
- ARVIDSSON, P. O. & SUNDBY, C. (1999): A model for the topology of the chloroplast thylakoid membrane. *Aust.J.Plant Physiol.* **26**, 687–694.
- BARBER, J. (1982): Influence of surface charges on thylakoid structure and function. *Annu.Rev.Plant Physiol.* **33**, 261–295.
- BARZDA, V., MUSTÁRDY, L. & GARAB, G. (1994): Size dependency of circular dichroism in macroaggregates of photosynthetic pigment-protein complexes. *Biochemistry* **33**, 10837–10841.
- BOARDMAN, N. K. & ANDERSON, J. M. (1964): Isolation from spinach chloroplasts of particles containing different proportions of chlorophyll a and chlorophyll

- b and their possible role in the light reactions of photosynthesis. *Nature* **206**, 166–167.
- BRADBEER, J. W., IRELAND, H. M. M., SMITH, J. W., REST, J. & EDGE, H. J. W. (1974): Plastid development in primary leaves of *Phaseolus vulgaris*. VII. Development during growth in continuous darkness. *New Phytol.* **73**, 263–270.
- BRANGEON, J. & MUSTÁRDY, L. (1979): The ontogenetic assembly of intra-chloroplastic lamellae viewed in 3-dimension. *Biol.Cellulaire* **36**, 71–80.
- DALTON, A. J. & HAGUENEAU, F. (1968): In: *The Membranes*. Academic Press, N.Y., London.
- DUNIEC, J. T., ISRAELACHVILI, J. N., NINHAM, B. W., PASHLEY, R. M., & THORNE, S. W. (1981): An ion-exchange model for thylakoid stacking in chloroplasts. *FEBS Letters* **129**, 193–196.
- FALK, R. H. & SITTE, P. (1963): Zellfeinbau bei Plasmolyse. I. Der Feinbau der Elodea-Blattzellen. *Protoplasma* **57**, 290–303.
- GARAB, G. and MUSTÁRDY, L., Role of LHCII-containing macrodomains in the structure function and dynamics of grana. *Aust.J.Plant Physiol.* **26**, 649–658 (1999).
- GARAB, G., KIELECZAWA, J., SUTHERLAND, J. C., BUSTAMANTE, C. & HIND, G. (1991): Organization of pigment-protein complexes into macrodomains in thylakoid membranes of wild-type and chlorophyll b-less mutant of barley as revealed by circular dichroism. *Photochem Photobiol* **54**, 273–281.
- HESLOP-HARRISON, J. (1963): Structure and morphogenesis of lamellar system in grana-containing chloroplasts. I. Membrane structure and lamellar architecture. *Planta* **60**, 243–260.
- HODGE, A. J., MCLEAN, J. D. & MERCER, F. V. (1956): A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar system in plant cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **2**, 597–608.
- JUNGE, W. (1977): Membrane potentials in photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **28**, 503–536.
- MELIS, A. (1991): Dynamics of photosynthetic membrane composition and function. *Biochimica et Biophysica Acta* **1058**, 87–106.
- MENKE, W., Das allgemeine Bauprinzip des Lamellarsystems der Chloroplasten. *Experientia* **16**, 537–538 (1960).
- MITCHELL, P., Vectorial chemiosmotic processes. *Annual Review of Biochemistry* **46**, 996–1054 (1977).
- MULLET, J. E. & ARNTZEN, C. J., Stimulation of grana stacking in a model membrane system. Mediation by a purified light-harvesting pigment-protein complex from chloroplasts. *Biochim Biophys Acta* **589**, 100–117 (1980).
- MUSTÁRDY, L., Development of thylakoid membrane stacking. In 'Advances in Photosynthesis, Vol. 4, Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions.' (Eds D. R. Ort and C.F. Yocum.) pp. 58–68. (Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.) (1996).
- MUSTÁRDY, L. & BRANGEON, J., 3-dimensional chloroplast infrastructure: Developmental aspects. In 'Chloroplast Development'. (Ed G. Akoyonoglou.) pp. 489–494. (Elsevier North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.) (1978).

- MUSTÁRDY, L. & GARAB, G. (2003): Granum revisited. A three-dimensional model – where things fall into place. *Trends in Plant Science* **8**, 117–122.
- MUSTÁRDY, L. & JÁNOSSY, A. G. (1979): Evidence of helical thylakoid arrangement by scanning electron microscopy. *Plant Sci. Lett.* **16**, 281–284.
- MÜHLETHALER, K. & FREY-WISSLING, A. (1959): Entwicklung und Struktur der Proplastiden. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **6**, 507–512.
- PAOLILLO, D. J. (1970): The three-dimensional arrangement of intergranal lamellae in chloroplasts. *Journal of Cell Science* **6**, 243–255.
- RUSSEL, A. W., CRITCHLEY, C., ROBINSON, S. A., FRANKLIN, L. A., SEATON, G. G. R., CHOW, W. S., ANDERSON, J. M., & OSMOND, C. B. (1995): Photosystem-II regulation and dynamics of the chloroplast D1 protein in *Arabidopsis* leaves during photosynthesis and photoinhibition. *Plant Physiology* **107**, 943–952.
- STAEHELIN, L. A. (1986): Chloroplast structure and supramolecular organization of photosynthetic membranes. In *Photosynthesis III* (Staehein, L. A. and Arntzen, C.J. eds.) 1–72, Springer-Verlag.
- TRISSEL, H. W. & WILHELM, C. (1993): Why do thylakoid membranes from higher plants form grana stacks? *Trends Biochem. Sci.* **18**, 415–419.
- WEHRMEYER, W. (1964): Zur Klärung structurellen Variabilität der Chloroplastengrana des Spinats in Profil und Aufsicht. *Planta* **62**, 272–293.
- WEIER, T. E., STOCKING, C. R., THOMSON, W. W. & DREVER, H. (1963): The grana as structural units in chloroplasts of mesophyll of *Nicotiana rustica* and *Phaseolus vulgaris*. *J. Ultrastruc. Res.* **8**, 122–143.



## Aspects of stress tolerance in bryophytes

Marschall, M.<sup>1</sup> and Proctor, M. C. F.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Department of Plant Physiology, Eszterházy Károly College, H-3301 Eger, Leányka út 6–8, Hungary.*

<sup>2</sup> *School of Biological Sciences, University of Exeter, Washington Singer Laboratories, Perry Road, Exeter, EX4 4QG, UK.*

*Corresponding author, marschal@ektf.hu*

**Abstract.** To understand the various physiological processes and stress responses of bryophytes comparing with higher plants' reactions it is essential to know the actual water status of the bryophyte tissue. Cell water relations in bryophytes essentially are the same as those of other plant cells and can be described by the 'Höfler diagram'. Surface water amount can vary widely without affecting cell water status, which can result in difficulties in expressing precise actual water content (WC). The knowledge of WC at full turgor is principal to calculate RWC. The different adaptive types of bryophytes and higher plant cells respond similarly to water deficit. Bryophytes include but are not inherently shade plants. Shade-loving bryophytes saturate at a PPFD of 100-300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , responses are similar to those of the shade-loving vascular plants. Sun-exposed bryophytes saturate at a PPFD of 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . In this species REFR rises almost linearly with increasing irradiance and they show extraordinary high levels of NPQ, which can be suppressed by DTT. 1-qP generally stabilises at around 0.3 to 0.4. Responses of this kind are found in a taxonomically and ecologically diverse range of bryophytes. PPFD response patterns in bryophytes having complex ventilated photosynthetic systems are similar to vascular plants' ones. In sun-exposed bryophytes  $\text{O}_2$  and  $\text{CO}_2$  are largely interchangeable as electron sinks and  $\text{CO}_2$ -uptake accounts for  $\sim 60\%$  of the low PPFD saturation value. Shade-adapted species appears less able to use  $\text{O}_2$  as electron sink, or to generate high NPQ at high irradiance. In bryophytes the strongest limiting stress factors are desiccation and high temperature, and the last one can be lethal if the tissue is metabolically

active. It is important to determine the constitutive and inducible mechanisms of desiccation tolerance in bryophytes.

**Keywords:** desiccation tolerance, stress responses, bryophytes, PPFD-response curves, chlorophyll fluorescence

## Abbreviations used

Chl: chlorophyll; DTT: dithiothreitol;  $\Psi$ : water potential; NPQ: non-photochemical quenching; PPFD: photosynthetic photon flux density; pv: pressure-volume; qP: photochemical quenching; REFR: relative electron flow; UV-B: ultraviolet-B; RWC: relative water content; WC: water content.

## 1. Introduction

Bryophytes share most of their physiology with other green land plants, but there are also important differences; the similarities and differences do not necessarily fall in line with simple expectations (Proctor 2000). Because most bryophytes have simple 'stems' and 'leaves', therefore tradition has regarded them 'lower plants' or underdeveloped miniatures of vascular plants, which organisms that have evolutionarily not yet made the grade. The divergence of bryophytes and the various vascular plant groups happened 400 million years ago or earlier. 400 million years were enough for the development of evolutionary independent lines (phylum), as we call them hornworts, liverworts and mosses. Also contrast with expectations bryophytes physiologically are not primitive. With their succesful strategy they are making up a prominent part of the vegetation in oceanic temperate forests, tropical cloud forests, bogs and fens, polar and alpine fellfields and tundras. Their poikilohydric habit means they are taking up water and nutrients over the whole surface of the shoots *via* direct absorption from dry and wet deposition (Table 1). On the one hand they are limited by their lack of roots, but they can colonize hard and impermeable surfaces, like tree trunks, rock outcrops, roof surfaces, from which vascular plants are excluded. So they are successful in many nutrient-limited habitat and many of them are vulnerable to tolerate atmospheric pollutants.

## 2. Water relations in bryophytes

To understand the various physiological processes and stress responses of bryophytes comparing with higher plants reactions it is essential to know the actual water status of the bryophyte tissue.

Conflicting requirements of water conduction and storage and free gas exchange for photosynthesis (molecular diffusion is slower in water than in air by a factor of about  $10^4$ ) are achieved in various ways in bryophytes:

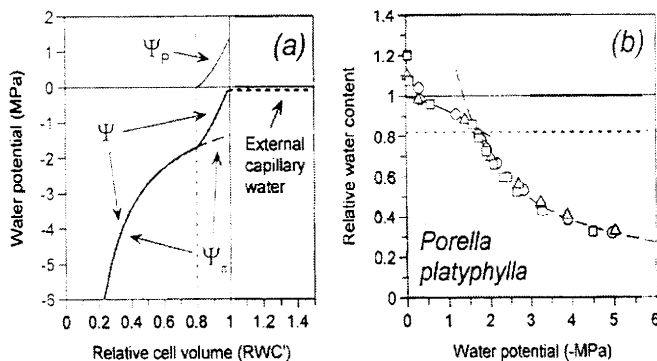
- water-repellent cuticular material on leaf surfaces;
- granular or crystalline epicuticular wax (glaucous-looking endohydric species) on surfaces;
- shoots with closely overlapping concave leaves: inner faces for water storage, outer ones for free gas exchange (kept in dry);
- papilla/mamilla covered leaf surfaces, apices remaining dry, interstices for water (interstices between them provide a continuous network of water-conducting channels);
- complex ventilated photosynthetic tissue (Polytrichales leaves, Marchantiales thalli); the leaves of Polytrichales and thalli of Marchantiales have complex ventilated photosynthetic tissues paralleling leaves of vascular plants (pores and chambers) with preventing water loss (surface waxes, water-repellent edges of pores and stomatas); increased area for CO<sub>2</sub>-uptake.

**Table 1.** Comparison of characteristics are important in water relations in bryophytes and vascular plants

<b>Bryophytes</b>	<i>Vascular plants</i>
lack of roots, rhizoids	water uptake in roots
ectohydry: external water movement in capillary spaces endohydry: some bryophytes have well-developed internal conducting structures (in a limited number of large acrocarpous mosses), that is not approaching vascular plant transpiration stream myxohydry: some combination of the two, balance between them, none of them is predominant poikilohydry,	internal water conduction (xylem)
	root pressure
	waterproof and water-repellent cuticle in leaves and young stems
lack of complex water movement, relatively diffuse water movement (there is no unified stream)	cuticular and stomatal transpiration streams
stomata in a few cases, their role is not relevant	complex water movement

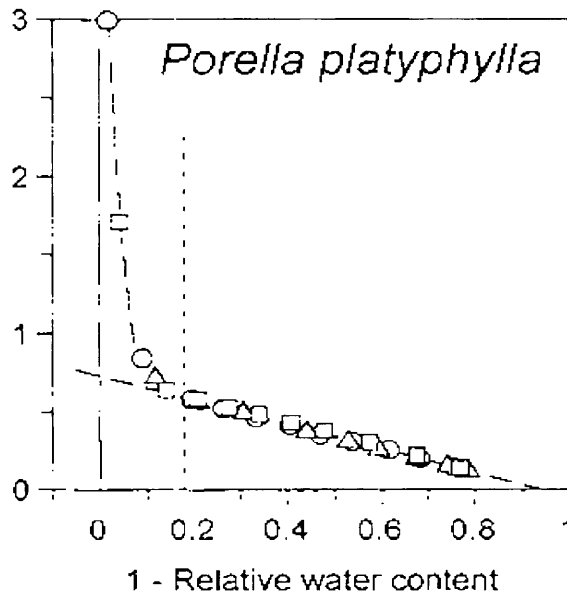
Cell water relations in bryophytes essentially are the same as those of other plant cells and described by the 'Höfler diagram' (Figure 1a, b): the relation between cell osmotic potential and water content can be described as a rectangular hyperbola. The relation of cell water potential to cell water content follows this hyperbola up to the turgor-loss point. It then breaks away to follow a line to the full-turgor (where  $RWC=1.0$  and  $\Psi=0$ ). When the axes of the graph relating water potential to water content is plotted on a reciprocal scale, the hyperbola becomes a straight line (Figure 2a). The graph of  $1/\psi$  against  $(1-RWC)$  is referred to as a pressure-volume (pv) curve. The horizontal dotted line indicates the turgor-loss point. After psychrometric measurements from the pv-curves  $\Psi_{full\ turgor}$ ,  $\epsilon_B$  can be read (bryophyte cell walls are rather extensible  $\Rightarrow$  low  $\epsilon_B$ ).

Surface water amount can vary widely without affecting cell water status which can result in difficulties in expressing precise actual water content (3 types of water: capillary, apoplastic, symplastic). The knowledge of WC at full turgor is principal to calculate RWC. This value is physiologically comparable with those for vascular plants. RWC values based on „saturated” water content can be wholly misleading. Full turgor water content can often be obtained by carefully blotting samples. (Actual WC/ WC at full turgor)\*100 is expressed on fresh weight base or dry weight base.



**Figure 1a, b:** (a) Höfler diagram for a bryophyte illustrating the relationship of cell water potential ( $\psi$ ) and its components to cell water content and external capillary water. (b) The relation of relative water content to water potential for the leafy liverwort *Porella platyphylla*, from thermocouple measurements. Water content was originally plotted as % dry weight, and the full-turgor point estimated by inspection from the graph, as described by Proctor et al. (1998). The horizontal dotted line indicates the turgor-loss point. A rectangular hyperbola has been fitted to the data point below this, and the a polynomial regression to the points between full turgor and turgor loss. Original figures from Proctor 2000.





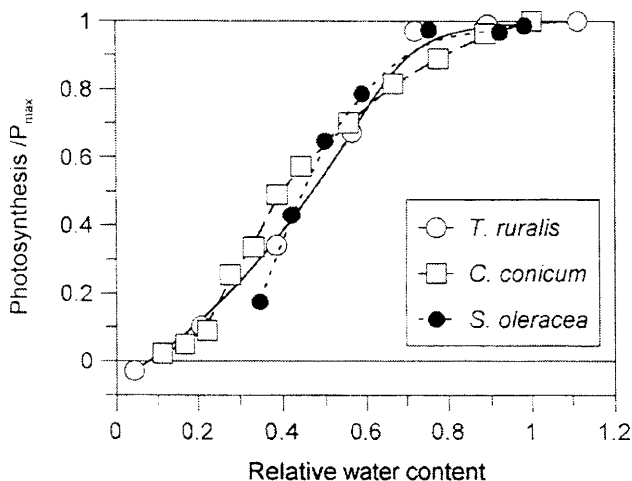
**Figure 2:** Pressure-volume graph from the same data as Fig. 1b. Original figure from Proctor 2000.

## 2. Stress factors and stress responses in bryophytes

In bryophytes the strongest limiting stress factors are desiccation and high temperature or the combination of the two or the combination of high water content and high temperature, but the last version is not too common, according to the morphological structure of these plants.

### 3.1 Water deficit and responses

The different adaptive types of bryophytes and higher plant cells respond similarly to water deficit. The comparison was made in terms of true relative water content (true relative water content = cell water content relative to that at full turgor) (Figure 3).



**Figure 3:** Response of net photosynthesis to cell water deficit in two contrasting bryophytes (*Tortula ruralis*, *Conocephalum conicum*) and in spinach (*Spinacia oleracea*), a mesophytic vascular plant, from gas-exchange measurements. Original figure from Proctor 2000.

### 3.2 Different light conditions and light responses

Bryophytes have been regarded as showing unified shade plant-like characteristics on evidence including the fine structural features of the chloroplasts, and the typically low chl a/b ratios (of course in the range of shade-adapted vascular plants), although they are living between very different light conditions. Median chl a/b ratio for 45 mosses was 2.33, and for 18 liverworts 1.99 (Figure 4).

There is wide variation in their light responses. The shade-loving species (exemplified by *Plagiomnium undulatum*) saturate at a PPFD of 100–300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (corresponding to 5–10% of full sunlight), the response curves of this species are generally similar to those of the shade-loving vascular plants (left graph of Figure 5). The sun-exposed species (exemplified by *Racomitrium lanuginosum*) saturate at a PPFD of 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . (right graph of Figure 5). The sun-exposed bryophytes show two remarkable features in their PPFD response curves. First, REFR does not saturate, but continues to rise almost linearly with increasing irradiance. Second, these species show extraordinary high levels of NPQ, which often also continues to rise almost linearly to irradiances equivalent to full sunlight. At the same time 1-qP generally stabilises at around 0.3 to 0.4. Responses of this kind are found in a taxonomically and ecologically diverse range of bryophytes

(Marschall *et al.*, 2000). High NPQ is suppressed by DTT. This suggests that high levels of xanthophyll-cycle-mediated photoprotection similar to that of higher plants, extra excitation energy dissipating as heat.

PPFD response patterns in bryophytes having complex ventilated photosynthetic systems are similar to vascular plants (Figure 6).

Relative electron flow rate (REFR) and CO<sub>2</sub>-uptake curves for sun-exposed *Tortula ruralis* show that CO<sub>2</sub>-uptake accounts for ~ 60% of the low PPFD saturation value. This means the rest of the energy goes to other electron sinks (Figure 7).

REFR responses for two contrasting species in various gas mixtures were the followings: the sun-exposed *Schistidium apocarpum* shows little difference in REFR between normal and CO<sub>2</sub>-free air and N<sub>2</sub>+1% CO<sub>2</sub>. It means O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> are largely interchangeable as electron sinks. REFR is very low in pure N<sub>2</sub>. 1-qP saturates at ~ 0.5 in the treatments that provide an electron sink, but rapidly rises to ~ 1.0 in pure N<sub>2</sub>. NPQ quickly reaches a steady value of ~ 6.0 in pure N<sub>2</sub>, but continues to rise with PPFD in the other treatments. The shade-adapted *Plagiomnium undulatum* appears less able to use O<sub>2</sub> as electron sink, or to generate high NPQ at high irradiance. The highest NPQ (~ 4.0) developed in N<sub>2</sub>. REFR is markedly depressed in CO<sub>2</sub>-free air.

### 3.3 Desiccation tolerance, as an adaptive strategy

Desiccation tolerance is a very widespread phenomenon among living organisms ((occurs among microorganisms, fungi, algae, lichens, bryophytes, vascular plants (it is uncommon in vegetative tissues, but characteristics in spores and seeds), in animal groups: invertebrates)). It presents independently from geological times in the plant kingdom, common and characteristics, but not universal in bryophytes. The origin of desiccation tolerance can be explained from the intermittent availability of water to the plant. Between two periods of precipitation, bryophytes can reach full turgor in many ways: storing sufficient water to extend to moist periods with the help of their morphological features; from dewfall, cloudmist, interception, precipitation.

Bryophytes are much more tolerant of high (or very low) temperatures dry than wet. Species of constant moist and shade are the most sensitive to desiccation. The rate, the speed of desiccation and the light condition is very important in the recovery of photosynthesis upon rehydration.

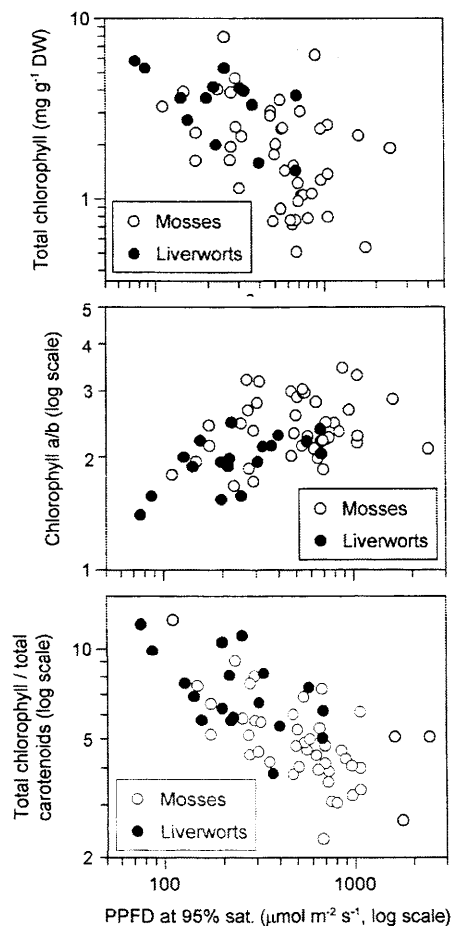
### 3.4 UV-B-tolerance in bryophytes

The effect of UV-B is heavier with desiccation. An effective antioxidant system, different anatomical and morphological features of the species and

the presence of UV-B absorbing materials in the cell wall represent the protective mechanism against UV-B in bryophytes.

### 3.5 Temperature stress and tolerance in bryophytes

There is a close relationship between temperature tolerance and the water content of the cells. The high and low temperatures are less harmful in dry state of the bryophyte tissue. The lethal temperature for moist, metabolically active bryophytes are the same as in vascular plants (40-50°C).



**Figure 4:** Logarithmic plots of pigment parameters and  $\text{PPFD}_{95\%}$  ('95% saturation' PPFD was calculated from fitted REFR curves). The figure shows the result of a survey of 63 bryophytes.

### 3.6 Desiccation tolerance mechanisms in bryophytes

What are the factors that enable a plant to be tolerant of desiccation? Cell structure that can lose most of its water without disruption, and membranes that retain the essentials of their structure in the dry state or are readily and quickly reconstituted on remoistening.

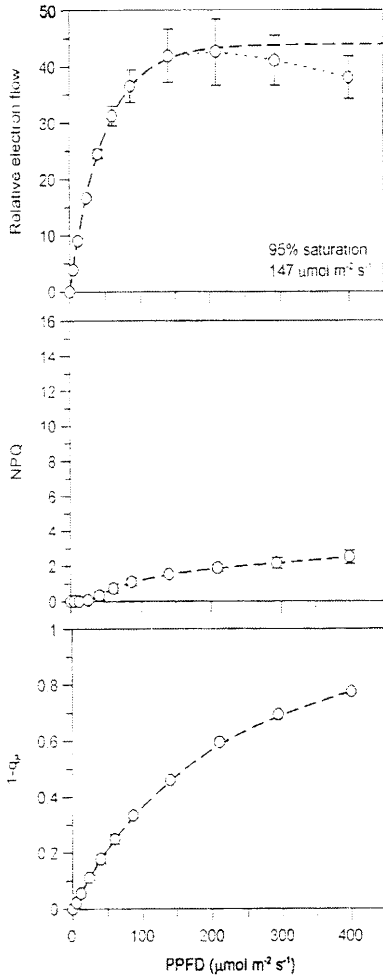
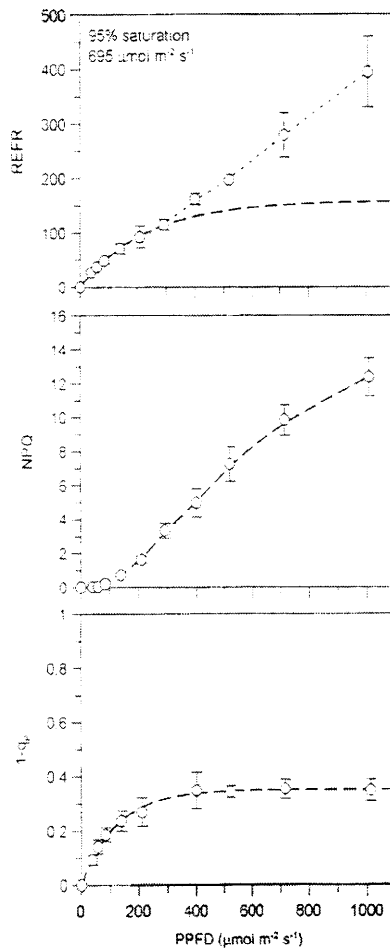
In vascular plants under desiccation or/and extreme temperature macromolecules of cytoplasm stabilized by compatible solutes (carbohydrates, polyols, proteins) (= 'molecular packaging') producing a vitreous phase. Soluble carbohydrate pool, including sucrose, fructan and polyols, have a great importance in certain bryophyte genera, and a similar role has been proposed in desiccation tolerance (Marschall *et al.*, 1998). The storage carbohydrates are 'membrane compatible' (Marschall *et al.*, 1998). The soluble carbohydrates did not show large responses to changes in the environment suggesting that they are well-buffered and available to act as desiccation protectants.

Photosynthetic apparatus is homoiochlorophyllous, does not disintegrate, recovery is quick and complete upon rehydration (Tuba *et al.*, 1998). Protein synthesis also recover quickly (Oliver *et al.*, 1998) in desiccation-tolerant species. Their antioxidant system protects them against ROS during desiccation and following rehydration.

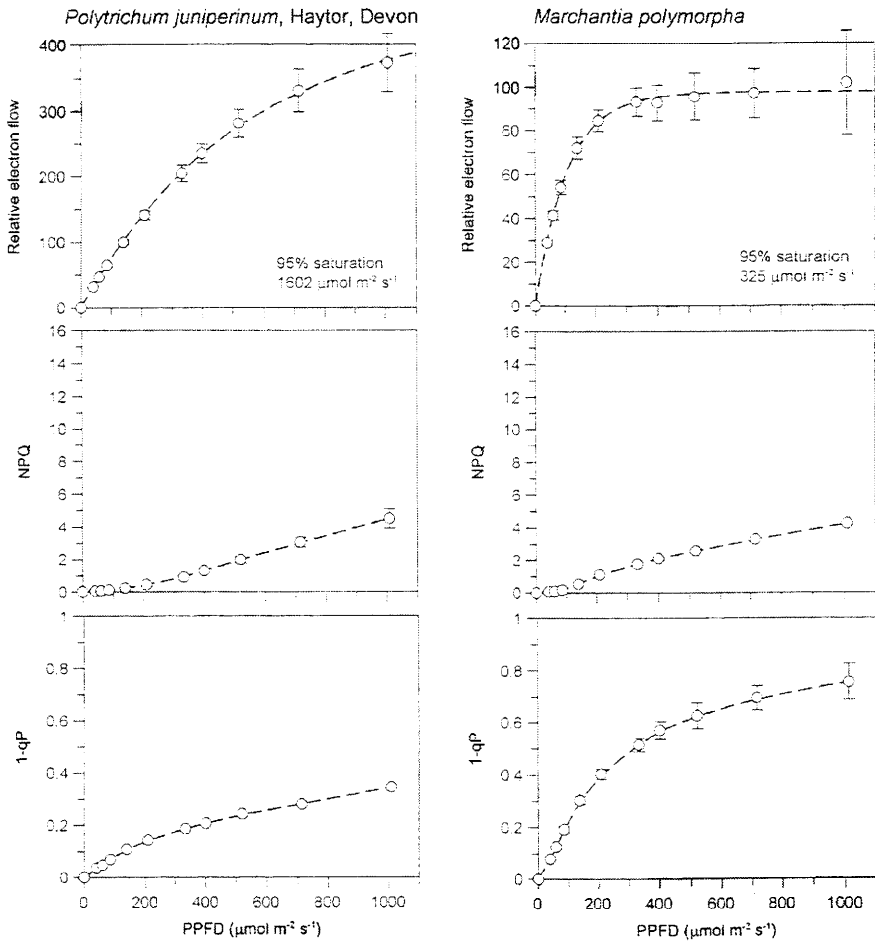
## 4. Summary

Intermittent availability of water keeps up photosynthesis and growing in bryophytes. The amount of external water can vary widely without affecting the water status of the cells. In dry period they are metabolically inactive. Their desiccation tolerance represents an 'escaping drought' strategy, based on mostly constitutive mechanisms. The preservation of photosynthetic system and chloroplast structure wholly during desiccation, instead of *de novo* synthesis, seems to be an effective mechanism with using repair systems as well. The newest research line focusing on the inducible mechanisms can enrich our knowledge on desiccation tolerance.

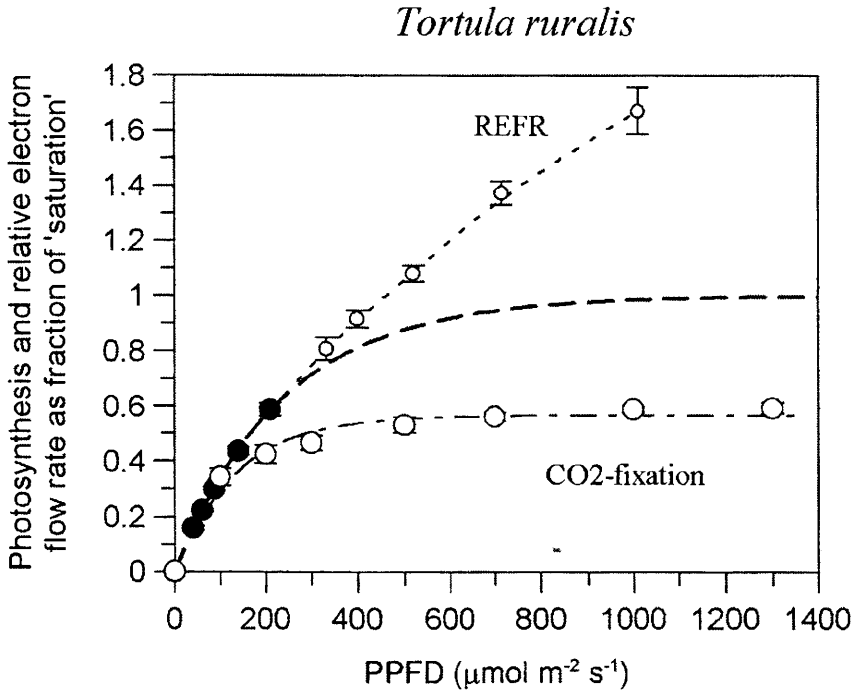
It can be stated that bryophytes are not a primitive precursors of vascular plants, but the diverse and highly evolved representatives of an alternative adaptation strategy.

*Plagiomnium undulatum*, Drewsteignton, Devon*Racomitrium lanuginosum*, Hexworthy, Devon

**Figure 5:** PPFD response curves of relative electron flow rate (REFR), NPQ and  $1-q_P$ , from chlorophyll-fluorescence measurements for two representative species. *Plagiomnium undulatum* is a shade-loving species, while *Racomitrium lanuginosum* is a species of sun-exposed habitats. Note the different x-axis scales of the curves, and the varying y-axis scales of the REFR graphs. The y-axis scales for NPQ and  $1-q_P$  are the same throughout.

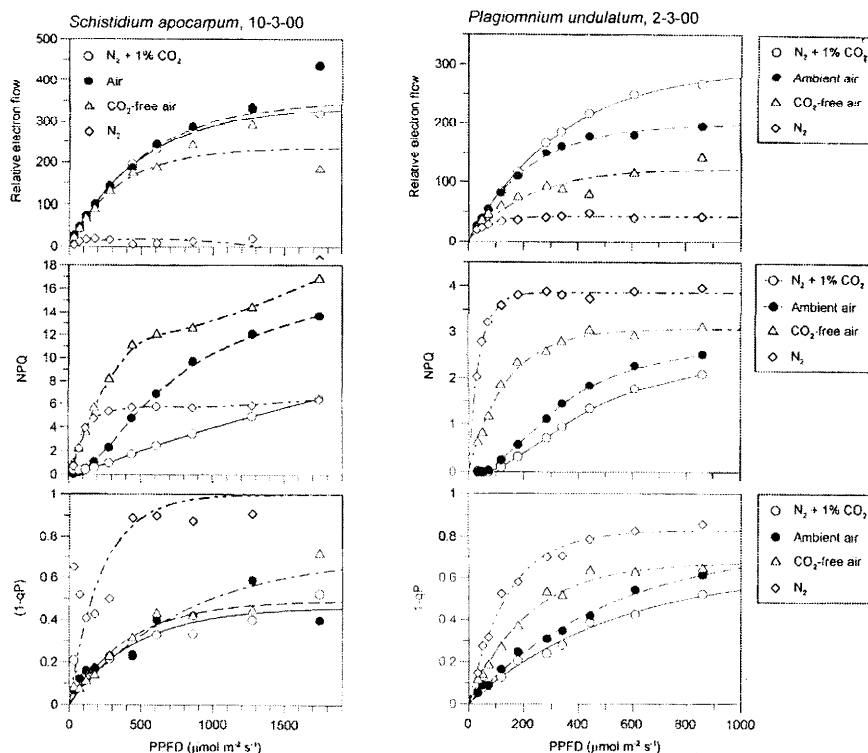


**Figure 6:** PPFD response curves of relative electron flow rate (REFR), NPQ and  $1-qP$ , from chlorophyll-fluorescence measurements for two representative species having complex ventilated photosynthetic systems.



**Figure 7:** PPFD response curve of relative electron flow (REFR) and CO<sub>2</sub>-fixation for *Tortula ruralis*.





**Figure 8:** PPFD response curves of relative electron flow (REFR), NPQ and  $1-qP$ , from chlorophyll-fluorescence measurements for two contrasting species in various gas mixtures

### Acknowledgements

M.M. is grateful to the Hungarian postdoctoral (Békésy György) fellowship (No:180/2001) for financial support and also acknowledge the support of the South African-Hungarian Science and Technology Programme (DAK-8/01).

**References**

- MARSHALL M., PROCTOR M. C. F. & SMIRNOFF N. (1998): Carbohydrate composition and invertase activity of the leafy liverwort *Porella platyphylla*. *New Phytologist* **138**, 343–353.
- MARSHALL M., PROCTOR M. C. F. & SMIRNOFF N. (2000): Aspects of the photosynthetic responses of bryophytes. *Journal of Experimental Botany* **51** (suppl.), 58.
- OLIVER, M. J., WOOD, A. J. & O'MAHONY, P. (1998): „To dryness and beyond”-preparation for the dried state and rehydration in desiccation-tolerant plants. *Plant Growth Regulation*, **24**, 193–201.
- PROCTOR M. C. F. (2000): Physiological ecology. In: *Bryophyte Biology* (ed. A.J. Shaw & B. Goffinet), pp. 225–247. Cambridge University Press, Cambridge.
- TUBA, Z., PROCTOR, M. C. F. & CSINTALAN, ZS. (1998): Ecophysiological responses of homochlorophyllous and poikilochlorophyllous desiccation-tolerant plants: a comparison and an ecological perspective. *Plant Growth Regulation*, **24**, 211–21.

## **Combined effects of Thylakoid Energisation Level and Water Deficit on Thermal Stability of Photosystem II in a Dessication Tolerant Moss**

**Dulai, S.<sup>1,4</sup>, Csizi, K.<sup>1</sup>, Sass-Gyarmati, A.<sup>3</sup>,  
Orbán, S.<sup>3</sup>, and Molnár, I.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Dept. of Plant Physiol. Eszterházy College, Eger, Hungary;* <sup>2</sup>*Agricultural Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences, Martonvásár;* <sup>3</sup>*Research Group for Bryology of the Hungarian Academy of Sciences, Dept. of Botany, Eszterházy College, Eger;* <sup>4</sup>*Corresponding author; e-mail: ds@ektf.hu*

**Abstract.** The thermal stability of photosystem II was examined under different (light and water deficit) treatments in the moss *Homalothecium lutescens* (Hedw.) Robins. In the dark-adapted samples, according to the critical temperatures of the  $F_0$  vs.  $T$  curves ( $T_c$ ,  $T_p$ ,  $F_{1/2}$ ), the temperature tolerance measured in the default state (non-energised thylakoids at full turgor) was inadequate to withstand the thermal conditions of the original habitat. Similarly to some higher plants, the temperature dependence of the steady-state level of fluorescence resulted in a significant increase of thermal stability of PS II at a low excitation energy level ( $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  photon flux density). This decrease in heat sensitivity was more expressed at higher levels of excitation energy. Parallely, compared to the optimal quantum yield ( $F_v/F_m$ ) measured in the dark-adapted state, the heat dependence of the effective quantum yield of PSII ( $\Delta F/F_m$ ) measured in samples with a steady-state photosynthesis level signalled a higher thermal stability.

The decrease of water content under continuous light effected a similar heat-tolerance increase, further intensified by increasing excitation energy levels. The breakpoints ( $T_c$ ,  $T_p$ ,  $F_{1/2}$ ) of the  $F_s$  vs.  $T$  curves were significantly shifted towards higher temperatures even under a 30-minute moderate (-1.3 MPa) osmotic treatment, which was inhibited by DTT. Both a moderate and a higher water deficit (-2.5 MPa) resulted in an increase of thermal stability,

independent of the excitation energy level. This effect of water deficit remained observable in a longer period (24–48 h). Since in a dark-adapted state the critical values of the  $F_0$  vs.  $T$  curves did not shift towards significantly higher temperatures with the increase of water deficit, it seems likely that the water deficit induced rapid thermal stability increase of PSII happens only in energized photosynthetic membranes.

The temperature dependence of non-photochemical quenching and the changes under DTT treatment seem to suggest that the low lumen pH and the related processes might have a role in the protecting mechanisms concerning both heat stress and water deficit: it seems likely the protection against excess light, high temperature, and water deficit reveals common characteristics, in this kryptogam plant, at least.

**Keywords:** thermal tolerance, photosystem II, water deficit, *Homalothecium lutescens*

### Abbreviations used

AL: actinic light; DTT: dithiothreitol;  $\Delta F/F_m'$ : effective quantum yield of PS II;  $F_0$ ,  $F_S$ : initial and steady state levels of chlorophyll *a* fluorescence;  $F_v/F_m$ : optimal quantum yield of PS II; NPQ: non-photochemical quenching; PS II: photosystem II;  $T$ : temperature;  $T_c$ : critical temperature;  $T_p$ : peak temperature.

### Introduction

In natural habitats the different ecological factors (temperature, light, water condition) vary in interdependence with each other. Simultaneous stress factors may elicit a response different from that given to a single factor, resulting in intensification, overlapping or antagonistic effects (Osmond *et al.* 1986).

The heat sensitivity of plants is closely connected to the thermal stability of PSII. It is more or less clear that the heat sensitivity of the photosynthetic apparatus, and the thermal stability of PSII, can change rapidly (within tens of minutes) as a result of heat pre-treatment (Havaux and Tardy 1996). However, in spite of the wide-ranging research in the field (Björkman 1987; Gamon and Pearcy 1990; Havaux 1992), it is still not widely recognized how these short-term responses to heat are influenced by other stress factors like light and water deficit, or dessication. The study of these problems is further justified by the fact that under natural conditions high light intensity, heat stress, and water deficit occur in combination with each other. A good example for this is that the presence or absence of light can significantly modify the measure of heat-induced damage: the photosynthetic apparatus is

probably more stable in light than in dark (Molnár *et al.* 1998). Besides, the artificially generated intrathylakoid pH gradient effects an accumulation of zeaxanthin and a parallel increase of the thermal stability of thylakoid membranes (Weis 1982, Havaux and Gruszecki 1993). All this raises the possibility that the regulating/protecting mechanisms linked to low lumen pH have a role in the protection against the harmful effects of excess light as well as of heat stress.

Poikilohydric plants rapidly lose water in high light and temperature conditions, and thus a third stress factor needs to be survived here. However, during water deficit the relative water content (Bajji *et al.* 2000) and the activity of some photosynthetic processes decrease (Cheves 1991; Cornic 1994; Cornic and Massacci 1996; Cornic 2000; Lawror 1995) there are observations to the effect that in higher plants the slow dehydration of removed leaves resulted in an increase of the thermal stability of PS II, detected on the basis of the temperature dependence of the initial level ( $F_0$ ) of chlorophyll a fluorescence (Havaux 1992). Since parallel with the increase of irradiation and leaf temperature the water content rapidly decreases in poikilohydric plants, to achieve an adequate dry matter production and growth rate, an efficient photosynthetic functioning is necessary even under such unfavourable conditions: the effect of the three stress factors needs to be tolerated at the same time, which is impossible without high thermal stability of photosynthetic functions. On the other hand, the thermal tolerance of PSII measured in darkness and at full turgor is probably not adequate for tolerating the temperatures of the original habitat, since during the daytime the leaf temperature may rise as high as 40–45 °C. This short study reports the effects on the thermal stability of the photosynthetic apparatus of increasing light intensity and decreasing water content in the dessication tolerant *Homalothecium lutescens* moss.

## Materials and Methods

### *Plant Materials*

All experiments were performed on green segments of *Homalothecium lutescens* (Hedw.) Robins. moss. Mosses were collected from a semidry rocky biotop in NE Hungary in early summer, and were stored in the territory of a weather station under similar exposition and conditions to those in the original biotop or in a greenhouse. Before the measurements the samples were rehydrated and transferred to a growth chamber for two days at 25 °C where mosses were stored under fluorescent illumination with a 16-h photoperiod of white light at a photon flux density of 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and at 100% relative air humidity. Short-term (30 min) osmotic treatments were

performed using polyethylene glycol solutions with  $-1.3$  and  $-2.5$  MPa osmotic potential. Longer term treatments were carried out by dessicators at given air humidity at least for 24 hours but no more than 48.

### *Chlorophyll a Fluorescence Measurements*

The responses of the *in vivo* chlorophyll a fluorescence to temperature change were measured in dark-adapted leaves with a pulse amplitude modulation fluorometer (PAM 101-103, Walz, Effeltrich, Germany) and recorded with a potentiometric chart recorder (NE-244, EMG, Budapest, Hungary) and a computer as described by Dulai *et al.* (1998). The initial level ( $F_0$ ) of fluorescence was excited by a weak 650-nm light beam modulated at 1.6 kHz ( $0.01 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). The fluorescence was detected by a PIN S1723 photodiode. The maximal fluorescence level ( $F_m$ ) of the dark-adapted leaves was induced by a white saturating flash ( $7000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) of 0.8-s duration, provided by a Schott KL-1500 light source. After a lag phase of 120 s, a fluorescence transient of 15-min duration was induced by continuous actinic light (AL) of  $100\text{--}1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . To analyse the quenching mechanisms, saturation pulses were triggered at steady state fluorescence level and at given temperature values. The variables and equations for quenching analysis were determined according to van Kooten and Snel (1990). The quantum efficiency of photochemistry was calculated as  $\Delta F/F_m'$ , as described by Genty *et al.* (1989), and the Stern-Volmer coefficient (NPQ) was also used.

### *Heat-induced Chlorophyll Fluorescence*

For the determination of the breakpoints ( $T_c$ ,  $F_{1/2}$  and  $T_p$ ) of  $F_0$  vs.  $T$  or  $F_s$  vs.  $T$  curves the method of heat induction of fluorescence was applied as described by Schreiber and Berry (1977). The leaves were dark-adapted for 30 min, and then placed on the thermoelectric module. During heating from  $25^\circ\text{C}$  to  $60^\circ\text{C}$  at a rate of  $1^\circ\text{C min}^{-1}$ , the temperature was monitored by a thermocouple thermometer. Heating for  $F_s$  vs.  $T$  curves was started when the photosynthesis was steady.  $T_c$ ,  $F_{1/2}$  and  $T_p$  were determined from the  $F_0$  or  $F_s$  vs.  $T$  curves.

## **Results and Discussion**

The sensitivity of the photosynthetic apparatus to heat stress is closely linked to the thermal stability of PSII, which is well characterised by the critical values of the temperature dependence of the initial fluorescence level ( $F_0$ ) of dark-adapted leaves (Schreiber and Berry 1977; Smillie and Nott 1979; Bilger *et al.* 1984). Some studies have already reported that the

photosynthetic apparatus of pre-illuminated leaves reveals higher thermal stability than the untreated control (Havaux and Gruszeczeki 1993). It has also been reported that in higher plants slow, continuous dehydration increases the thermal stability of PSII (Havaux 1992).

In the original habitat of *H. lutescens* the temperature often rises to about 45 °C, which is always coupled with high irradiation. The data in Table 1 show that the heat tolerance of PSII determined on the basis of the  $F_0$  vs.  $T$  curves is not sufficient for tolerating such high temperatures. However, since the recording of the temperature dependence of  $F_0$  is done in dark, it is inadequate for determining the thermal tolerance of samples in a light-adapted state at a steady-state photosynthesis level. Similarly to  $F_0$ , the temperature dependence of  $F_s$  is also biphasic, and the breakpoints of the curve – according to recent results – appropriately show the thermal stability of samples with a steady-state photosynthesis level (Molnár *et al.* 1998). In the energized state of thylakoids increasing the intensity of actinic light, compared with the  $T_c$  and  $T_p$  values of the  $F_0$  vs.  $T$  curves (recorded in darkness), the same values of the  $F_s$  vs.  $T$  curves are shifted towards significantly higher temperatures, indicating the higher thermal tolerance of PSII (Table 1). This shift was inhibited by DTT, and in the untreated samples, parallel with the upwards shift of the critical values, the effective quantum yield values also indicated a decreased heat sensitivity (not shown by data). In connection with this, in higher plants a close connection has been found between the activity of photoprotective mechanisms and the thermal stability of PSII (Molnár *et al.* 1998).

The critical values of the  $F_0$  vs.  $T$  curves of untreated leaves and of leaves which received a 30 min. –1.3, –2.5 MPa osmotic treatment did not show a significant difference. Similarly, in dark-adapted state a longer water deficit does not effect an increase of thermal stability, either (Table 2 and Figures 1, 2).

**Table 1** The breakpoints of the  $F_0$  vs.  $T$  (in darkness) and of the  $F_s$  vs.  $T$  curves at different actinic light intensities in green segments of *Homalothecium lutescens* at 100% relative water content (RWC). Heating for the  $F_0$  vs.  $T$  curves was started after 30 min dark relaxation and for the  $F_s$  vs.  $T$  curves was started when the photosynthesis was steady at given AL intensity. The results are means of data from five independent measurements on different segments from different plants.

Treatment	$T_c$	$T_p$	$F_{1/2}$
Control (dark, $F_0$ - $T$ )	41.2±0.86	46.1±2.06	43.2±1.6
100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	45.2±0.52	52.1±1.47	47.3±0.87
400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	46.3±0.39	52.3±1.16	48.5±0.94
1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	46.6±0.49	54.3±0.94	49.3±1.07

**Table 2** Effects of the short-term osmotic treatments (-1.3 and -2.5 MPa) and of decreased relative water content (RWC) on the breakpoints of the  $F_0$  vs.  $T$  curves (in darkness) in green segments of *Homalothecium lutescens*. Heating for the  $F_0$  vs.  $T$  curves was started after 30 min dark relaxation. The results are means of data from five independent measurements on different segments from different plants.

Treatment	$T_c$	$T_p$	$F_{1/2}$
Control (100% RWC)	41.2±0.86	46.1±2.06	43.2±1.6
-1.3 MPa (30 min)	41.9±1.23	46.3±1.53	43.5±1.16
-2.5 MPa (30 min)	40.9±1.62	47.1±2.12	44.0±1.82
~98% RWC (24-48 hours)	41.5±1.63	46.9±1.87	43.6±1.82
~90% RWC (24-48 hours)	41.8±1.44	46.0±1.18	42.9±0.97

**Table 3** Effects of different short-term osmotic treatments and of different relative water contents on the breakpoints of the  $F_s$  vs.  $T$  curves in green segments of *Homalothecium lutescens* at  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  AL intensity. Heating for the  $F_s$  vs.  $T$  curves was started when the photosynthesis was steady at  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  AL intensity. The results are means of data from five independent measurements on different segments from different plants.

Treatment	$T_c$	$T_p$	$F_{1/2}$
Control (100% RWC)	45.2±0.52	52.1±1.27	47.3±0.87
-1.3 MPa (30 min)	46.9±1.23	52.9±1.18	49.0±0.72
-2.5 MPa (30 min)	48.1±1.44	54.1±1.01	50.4±0.89
~98% RWC (24-48 hours)	47.1±0.78	55.6±1.87	50.1±1.32
~90% RWC (24-48 hours)	48.0±0.51	56.8±0.94	51.3±1.07



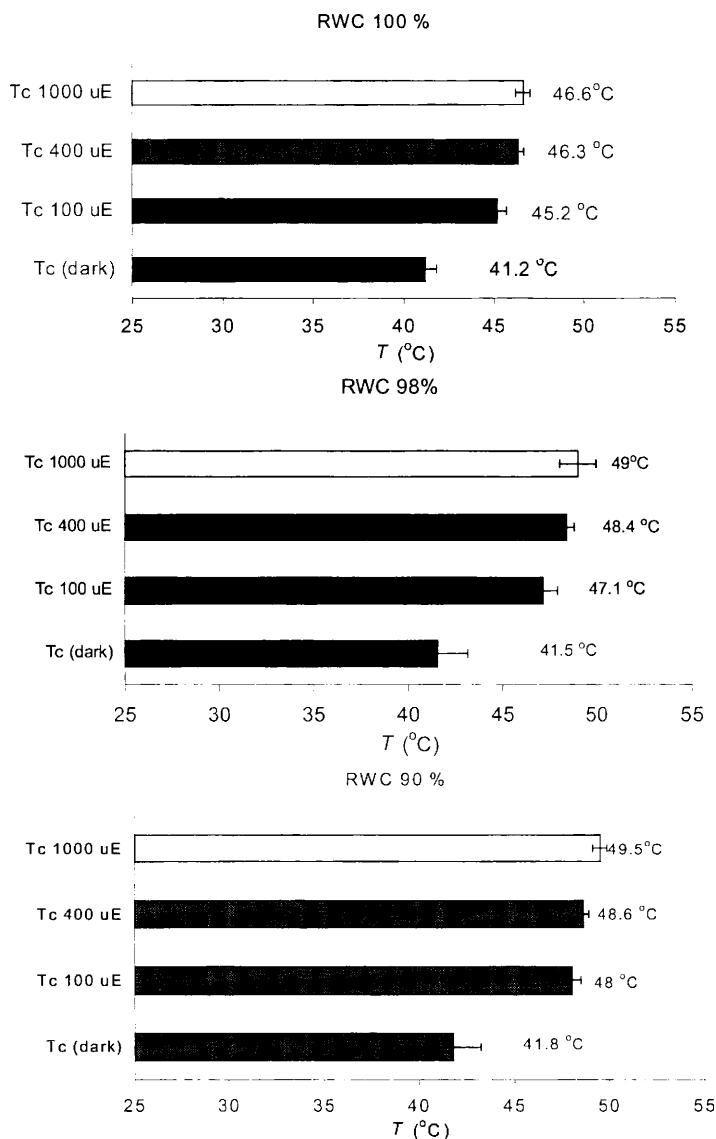


Fig 1 Effects of increasing actinic light (AL) intensities and of decreasing relative water contents on the critical temperature ( $T_c$ ) values of the  $F_0$  vs.  $T$  and of  $F_s$  vs.  $T$  curves in green segments of *Homalothecium lutescens*. The results are means of data from five independent measurements on different segments from different plants.

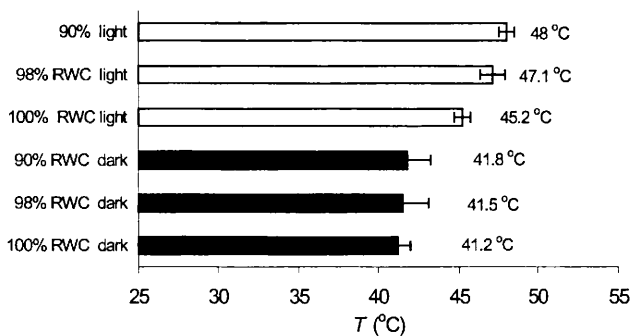


Fig. 2 Effects of decreasing of relative water content (RWC) on the critical temperature ( $T_c$ ) values of the  $F_0$  vs.  $T$  (in darkness) and of the  $F_s$  vs.  $T$  (at  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  AL intensity) curves in green segments of *Homalothecium lutescens*. The results are means of data from five independent measurements on different segments from different plants.

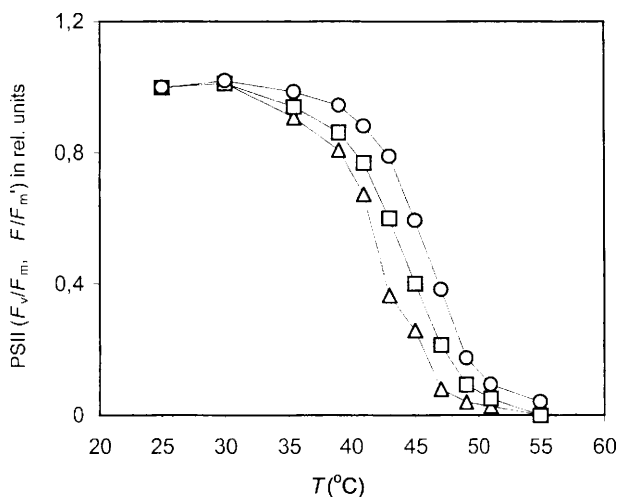


Fig. 3 Effect of decrease of relative water content (RWC) on the temperature dependence of effective quantum yield of PS II ( $\Delta F/F_m'$ ) for green segments of *Homalothecium lutescens* at  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  AL intensity (100% RWC, triangles; 98% RWC, squares; 90% RWC, circles). The results are means of data from five independent measurements on different segments from different plants.

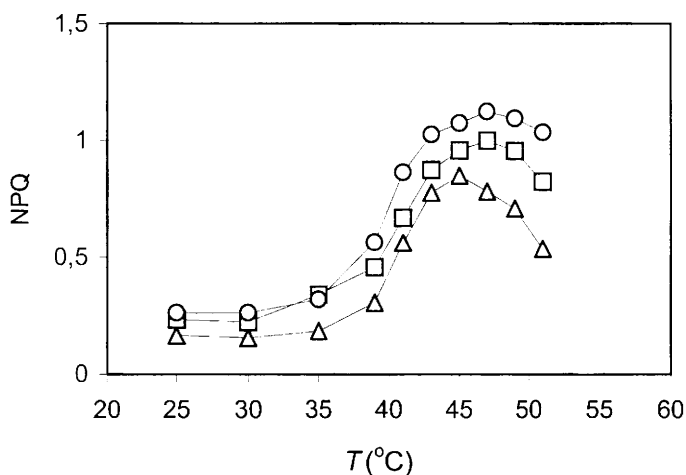


Fig. 4 Effect of decrease of relative water content (RWC) on the temperature dependence of non-photochemical quenching (NPQ) for green segments of *Homalothecium lutescens* at  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  AL intensity (100% RWC, triangles; 98% RWC, squares; 90% RWC, circles). The results are means of data from five independent measurements on different segments from different plants.

As a result of short osmotic treatments, in samples with a steady-state photosynthesis at  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  AL intensity the critical values of the  $F_s$  vs.  $T$  curves were shifted significantly higher, compared to the 100% relative water content control (Table 3), and contrary to some results concerning pea (Dulai *et al.* unpublished data), this increase of heat tolerance prevails under longer water deficit (Figure 2). This enhanced thermal tolerance could have been further increased by the increase of AL (Figure 1). Besides, at given AL intensity greater water deficit also shifts upwards the  $T_c$  and  $T_p$  values of the  $F_s$  vs.  $T$  curves, indicating the increased thermal stability of PS II (Figure 1, Table 3). This is also manifested by the temperature dependence of the effective quantum yield of PSII: with the increase of water deficit, the  $\Delta F/F_m'$  values start decreasing drastically at higher temperatures (Figure 3). Previous studies have also shown that slow dehydration of intact leaves causes an increase of the thermal stability of PS II, based on the  $F_0$  vs.  $T$  curves (in darkness), intensified by the strong pre-illumination (Havaux 1992). Contrary to these results, the rapid osmotic treatment or a longer water deficit at growth light intensity did not cause a significant change in

the temperature dependence of the initial fluorescence level of *H. lutescens*. The increase of thermal stability under water deficit could have been detected only under continuous light (at steady-state photosynthesis level).

The non-radiative dissipation of excess light depends on both the intrathylakoid pH gradient and the activity of the xanthophyll cycle (Demming-Adams 1990). According to some studies, at a low lumen pH the activity of the xanthophyll cycle, besides its role in photoprotection, may have a role to play in the heat tolerance of PS II (Havaux and Tardy 1996; Molnár *et al.* 1998), since the zeaxanthin accumulation, besides intensifying high energy quenching, may increase the thermal stability of PS II with the rigidization of thylakoids (Havaux és Gruszeczki 1993). The NPQ values of treated plants at higher temperatures significantly surpass the control, with maximums close to  $T_c$  (Figure 4). Besides, the DTT treatment resulted in a decrease of NPQ values, and inhibited the increase of thermal stability both under light and osmotic treatment (not shown by data). On the other hand, in dark-adapted state water deficit did not result an increase of the thermal stability of PS II (Table 2). All this makes it likely that the thermal tolerance increase caused by water deficit only takes place in energized thylakoids. Therefore it might be possible that the protective processes (in the early stages) against the effects of excess light, high temperatures, and water deficit, at least in this kryptogam species, share certain characteristics, which may be related to the low lumen pH as well.

## Acknowledgements

This work was supported by the research grant OTKA T43120. D. S. is grateful to the Hungarian postdoctoral (Békésy György) fellowship.

## References

- BAJJI, M., LUTTS, S., KINET, J. M. (2000): Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function on leaf aging in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions Plant Sci. **160**, 669–681.
- BILGER, H. W., SCHREIBER, U., AND LANGE, O. L. (1984): Determination of leaf heat resistance: comparative investigation of chlorophyll fluorescence changes and tissue necrosis methods. Oecologia **63**, 256–262.
- BJÖRKMAN, O. (1987): High-irradiance stress in higher plants and interactions with other stress factors. In 'Progress in photosynthesis' (Ed. J. Biggens) pp. 11–18. (Martinus Nijhoff: Dordrecht).
- CHEVES, M. M. (1991): Effects of water deficits on carbon assimilation. Journal of Experimental Botany **42**, 1–46.

- CORNIC, G. (1994): Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: 'Photoinhibition of Photosynthesis' (eds Baker, N. R. and Bowyer, J. R.) pp. 279–313. Bios Scientific Publishers, Oxford.
- CORNIC, G. AND MASSACCI, A. (1996): Leaf photosynthesis under drought stress. In: 'Photosynthesis and the Environment' (ed. Baker, N. R.) pp. 347–366. Kluwer, Dordrecht.
- CORNIC, G. (2000): Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* 5, 187–188.
- DEMMIG-ADAMS, B. (1990): Carotenoids and photoprotection in plants: a role for xanthophyll zeaxanthin. *Biochim. Biophys. Acta*, **1020**, 1–24.
- DULAI, S., MOLNÁR, I., AND LEHOCZKI E. (1988): Effects of growth temperatures of 5 and 25 °C on long-term responses of photosystem II to heat stress in atrazine-resistant and susceptible biotypes of *Erigeron canadensis*. *Australian J. Plant Physiol.* **25**, 145–153.
- DULAI, S., HORVÁTH, F., ORBÁN, S., DARKÓ, E., CSIZI, K. AND MOLNÁR, I. (2002): Water deficit under continuous light enhances the thermal stability of photosystem II in *Homalothecium lutescens* moss. *Acta Biol. Szeged.* **46**, 87–88.
- GAMON, J. A. AND PEARCY, R. W. (1990): Photoinhibition in *Vitis californica* – interactive effects of sunlight temperature and water status. *Plant Cell and Environ.* **13**, 267–275.
- GENTY, B., BRIANTAIS, J. M., AND BAKER, N. R. (1989): The relationship between the quantum yield of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and rate of photosystem 2 photochemistry in leaves. *Biochim. Biophys. Acta*, **990**, 87–92.
- HAVAUX, M. (1992): Stress tolerance of photosystem II *in vivo*: antagonistic effects of water, heat, and photoinhibition stresses. *Plant Physiol.* **100**, 424–432.
- HAVAUX M AND GRUSZECKI W. I. (1993): Heat- and light-induced chlorophyll a fluorescence changes in potato leaves containing high or low levels of the carotenoid zeaxanthin: indications of a regulatory effect of zeaxanthin on thylakoid membrane fluidity. *Photochem. Photobiol.* **58**, 607–614.
- HAVAUX M. AND TARDY F. (1996) Temperature-dependent adjustment of the thermal stability of photosystem II *in vivo*: possible involvement of xanthophyll-cycle pigments. *Planta* **198**, 324–333.
- LAWROR, D. W. (1995): The effects of water deficit on photosynthesis. In: 'Environment and Plant Metabolism' (ed. Smirnov, N.) pp. 129–160. Bios Scientific Publishers, Oxford.
- MOLNÁR, I., CSIZI, K., DULAI, S., DARKÓ, É. AND LEHOCZKI E. (1998): Light dependence of thermostability of photosynthetic apparatus. In 'Photosynthesis: Mechanisms and Effects' (Ed. Garab, G.) Vol. III. pp. 2241–2244 (Kluwer: Dordrecht).
- OSMOND, C. B., AUSTIN, M. P., BERRY, J. A., BILLINGS, W. D., BOYER, J. S., DACEY, W. J. H., NOBEL, P. S., SMITH, S. D., AND WINTER, E. (1986): Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience* **37**, 38–48.

- SCHREIBER U. AND BERRY J. (1977): Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta* **136**, 233–238.
- SMILLIE, R. M., AND NOTT, R. (1979): Heat injury in leaves of alpine, temperate and tropical plants. *Aust. J. Plant Physiol.* **6**, 135–141.
- VAN KOOTEN, O., AND SNEL, J. F. H. (1990): The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth. Res.* **25**, 147–150.
- WEIS E. (1982): The influence of metal cations and pH on the heat sensitivity of photosynthetic oxygen evolution and chlorophyll fluorescence in spinach chloroplasts. *Planta* **154**, 41–47.

## **Monitoring of the Functional State of Beds of Common Reed (*Phragmites australis*) in Shallow Lake Balaton (Hungary) by Means of Chlorophyll Fluorescence Studies**

**Makrai, L.<sup>1</sup>, Dulai, S.<sup>2</sup>, Polyánka, H.<sup>1</sup>, Ertli, T.<sup>1</sup> and Lehoczki, E.<sup>1,3</sup>**

<sup>1</sup> *Department of Botany, Faculty of Science, University of Szeged, H-6701 Szeged, Hungary*

<sup>2</sup> *Department of Plant Physiology, Eszterházy Károly College, H-3301 Eger, Hungary*

<sup>3</sup> *Corresponding author, e-mail: lehoczki@bio.u-szeged.hu*

**Abstract:** Comparative measurements of chlorophyll fluorescence induction were performed to study the functional status of reed-stands (*Phragmites australis* (Cav.) Trin.ex Steud.) along the shores of Lake Balaton. Over 4000 measurements a year of fast and slow chlorophyll fluorescence induction were made on reed leaf samples collected from July until the middle of August during 1996, 1997 and 1998.. The most marked and indicative differences were observed for the ratio of fluorescence decrease (Rfd) values, determined from the slow fluorescence induction measurements. The mean value of Rfd for the overall reed population of Lake Balaton in these three years was around  $1.55 \pm 0.28$ , which indicates that the physiological state of the reeds was moderate. However, Rfd values of above 3 or of around 1.2 were also found for some reed-stands. The Rfd values monitored for the reed population of the northern shore in 1996 and 1997 (1.85 and 1.63) were significantly higher than those on the southern side in this period (between 1.58 and 1.44). The mean Rfd values for the southern and northern sides in 1998 were roughly the same, because of the deterioration of the functional state on the northern side. It was also found that the Rfd parameters relate directly to the maximum CO<sub>2</sub> assimilation rates in reed beds of Lake Balaton, and can be taken as an indication of the physiological state of these beds.

**Keywords:** reed, *Phragmites australis*, die-back; functional state; chlorophyll fluorescence; photosynthesis

**Abbreviations used:** Fo: initial, Fi: intermediate, and Fm maximum fluorescence level, Fv: variable fluorescence, Fv/Fm: efficiency of open PSII units in darkness, Rfd: ratio of fluorescence decrease for chlorophyll.

## Introduction

In recent decades, the common reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), the dominant macrophyte species of shallow lakes in Eastern, Middle and Western Europe, has displayed a significant die-back tendency (Den Hartog et al., 1989; Ostendorp, 1989; Erdei et al. 2001). The tendency to die back is typical of tetraploid ( $2n=48$ ) reeds that are most commonly indigenous in European lakes, including Lake Balaton (Kovács et al., 1994; Clevering and Lissner, 1999). However, the primary causes have not yet been unambiguously clarified. Our current knowledge suggests that die-back is a complex situation that can result from several causes, e.g. stabilised water tables, mechanical damage, prolonged insect and fungal infestations, eutrophication and phytotoxin damage to the reed. Human activities resulting in eutrophication are probably acting continuously to promote the dying-back of reed-beds (Armstrong et al., 1996.; Ostendorp, 1989; Den Hartog et al., 1989), though Van der Putten (1977) claims that the eutrophication effect is only an indirect one. With regard to the stabilised water table, the reed-beds in Lake Balaton are probably expanding only vegetatively, via rhizome or ramet fragments. Their die-back may therefore be associated with limited genetic variability within the reed populations. The exact functional state of the reed-beds at Lake Balaton, which has never been measured to date.

A wide range of studies have established that fluorescence is a sensitive indicator of damage to photosynthesis, to the physiological effects which feedback photosynthesis, and hence to the physiological state of the plants in general (Renger and Schreiber, 1986; Strasser et al., 1987; Lichtenthaler, 1988); it can therefore reveal the effects of stress and environmental factors on plants. It is important that such changes can be expressed by exact numbers, i.e. by the fluorescence induction parameters.

The objective of the present research was to investigate the current functional state of the reeds along the shores of Lake Balaton by the application of chlorophyll fluorescence measurement techniques. To reveal how measurements of chlorophyll fluorescence induction can be applied to problems relating to the dying-back of reed-beds, direct measurements of



CO<sub>2</sub> assimilation were also carried out, in order to demonstrate the direct correlation between the two methods for reed investigations.

## **Material and methods**

### *Area of study*

At the mean water level, Lake Balaton has a surface area of 594 km<sup>2</sup>, a mean depth of 3.14 m and a water volume of 1.8 km<sup>3</sup>. Half of its watershed of 5179 km<sup>2</sup> is drained by the River Zala through the Kis-Balaton Reservoir into Keszthely Bay. Lake Balaton has a deep littoral zone on the northern shore and a shallower one in the south. The macrovegetation also differs on the northern and southern shores. On the northern side, continuous stands of reed can be found, bordering the shoreline and extending to the deeper, open water. Along the southern shore, the vegetation is less developed as compared with that on the northern shore, and there are no continuous stands of reed. In an interpretation of the current reed-bed decay in Lake Balaton, the impact of the past 50 years cannot be ignored. From the second half of the 1950s, vaste areas of Lake Balaton became covered by reeds. Between 1958 and 1968, for example this reed-bed growth was approximately 500 ha (from 1376 to 1862 ha). From the 1960s onwards this expansion slowed down, and in the 1970s the process reversed and the reedy areas (reedboss) slowly diminished. Measurements showed a reduction of 10% in 1975, of 30% in 1987 and of a further 10% in 1993 (Virág, 1997). Thus, starting from 1968, the area of reed-beds decreased by 40%, from 1 862 to 1 129 ha. Expressed in a different way, 3.1% of the surface of the lake was covered by reeds in 1968, as compared with only 1.9% in 1993 (Kovács et al., 1994). At present, the reed areas extend along almost one-half (110 km) of the shoreline of Lake Balaton. A rapid eutrophication of the lake started at the end of the 1960s, and by the 1970, the south-western (Keszthely Bay) areas had become hypertrophic, mostly as a result of the excessive nutrient supply from the River Zala (Heródek, 1986).

### *Collection of plant material*

Measurements were carried out along the shores of Lake Balaton in July and the first half of August in 1996, 1997 and 1998. For determination of the CO<sub>2</sub> assimilation and fluorescence induction, we gathered the plants together with their rhizomes in 1996. However it later emerged that the upper parts of the plant (approximately 60 cm, 6-7 nodes) were sufficient for these measurements. Each year, the samples were taken from the same locations during the early morning, or late evening. Samples were harvested from the waterward side of the reed-beds from a circles around 5 m in diameter. Until

the measurements were made, the samples were placed in water taken from the location of the sampling and stored in a dark room for a minimum of 5-6 hours. Fluorescence induction measurements were carried out on the 3rd or 4th leaves from the apex. From the sample leaves kept in the dark, discs in 11 mm in diameter were cut from the upper third of the leaves, and placed in specially-designed sample boxes.

### **Chlorophyll-a fluorescence measurements**

The fast and slow chlorophyll fluorescence induction kinetics (Kautsky effect) were recorded in the 730 nm region on the upper surface of the leaf discs after a 30-min additional dark adaptation in the sample boxes, using the computerized apparatus described by Szigeti et al. (1988). The controlling system allows the simultaneous measurement of fast and slow fluorescence transitions on the same leaf disc.  $F_0$  (initial fluorescence),  $F_i$  (intermediate fluorescence),  $F_m$  (maximum or peak fluorescence), and  $F_{ss}$  (steady-state fluorescence) were measured on different time-scales. The quantum flux density of PAR at the surface of the samples was  $185 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Recording of the slow fluorescence kinetics for 5 min was sufficient for the steady-state level to be reached and for determination of the ratio of the fluorescence decrease  $R_{fd}$  as  $(F_m - F_{ss})/F_{ss}$ .

### **Gas-exchange measurements**

Photosynthetic  $\text{CO}_2$  assimilation-light curves and chlorophyll fluorescence were measured on the same part of *Phragmites* leaves.  $\text{CO}_2$  assimilation was measured in normal air (345 ppm  $\text{CO}_2$  and 21%  $\text{O}_2$ ) with an infrared gas analyser (LCA-2, Analytical Development Co., Ltd., Hoddesdon, UK). The white light for the activation of photosynthesis was provided by a projector light source (projection lamp, Type 6423, Philips, Germany) through a heat filter (Melles Griot, Irvine, CA). The leaves were exposed for 10 min to white light of different intensities (from dark to  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PAR) in a Parkinson leaf chamber (PLC-B, Analytical Development Co., Ltd., Hoddesdon, UK) and the  $\text{CO}_2$  fixation was determined. The rates of  $\text{CO}_2$  fixation were calculated by using the equations of Von Caemmerer and Farquhar (1981).

### **Statistical analyses**

For comparisons of means, multivariate analysis of variance (MANOVA) and factorial ANOVA (were used, followed by the Tukey HSD test.

## Results

### *Fluorescence induction measurements on Phragmites leaves along the shores of Lake*

#### *Balaton*

During the three years, we performed a great number of fast and slow fluorescence induction measurements on the reeds leaves of the along the shores of Lake Balaton and Kis-Balaton, with the aim of determining the functional state of the reed populations. The typical fast and slow chlorophyll fluorescence induction curves are depicted in Fig. 1 for Lake-Balaton (A) and Kis- Balaton (B), with indications of fluorescence parameters. Figure 2 shows the means $\pm$ DE and minimum-maximum values of  $F_o$ ,  $F_i$ ,  $F_v/F_m$  and  $Rfd$  of the chlorophyll fluorescence induction parameters of reed the leaves, measured in 1996, 1997 and 1998, along the shores of Lake Balaton and in Kis-Balaton. Different letters indicate significant difference between years  $P < 0.05$ . Since no such measurements had previously been carried out at Lake Balaton, the results obtained in 1996 will serve as the basis of our further examinations. The results of the fluorescence induction measurements in 1997 and 1998 revealed a gradual deterioration of the functional state of the reed-beds as compared with the 1996 situation (Fig. 2). The means $\pm$ DE values of the fast ( $F_o$ ,  $F_i$  and  $F_v/F_m$ ) and slow ( $Rfd$ ) chlorophyll fluorescence induction parameters for *Phragmites* leaves, measured in 1996, 1997 and 1998, along the northern and southern shores of Lake Balaton and Kis-Balaton are presented in Table 1. (The reed-stands located between Balatonkenese and Keszthely are referred to as on the northern side, while those located between the holiday resorts of Balatonberény and Balatonakarattya are referred to as on the southern side).

MANOVA analysis of the means of chlorophyll fluorescence induction parameters revealed significant effects of year (Pillai trace=0.380;  $F=67.0$ ;  $df=8$ , 2290,  $P < 0.001$ ), shore (Pillai trace=0.242;  $F= 39.0$ ;  $df=8$ , 2290;  $P < 0.001$ ), and year by shore interaction (Pillai trace=0.170;  $F=13.0$ ;  $df 16$ , 4;  $P < 0.001$ ).

For comparisons of means, the differences between the data for the years and shores were analysed by using a factorial ANOVA test (Table 2).

The above results clearly demonstrate that both components of the chlorophyll fluorescence induction kinetics, i.e. the fast fluorescence rise and the slow decline, can be used to describe the functional state of the photosynthetic apparatus. However, from the data in Table 2 it is obvious that the most marked and reliable differences were observed for the  $Rfd$

values resulting from the slow fluorescence induction measurements. The mean Rfd value of  $1.55 \pm 0.28$  calculated from over 13 000 slow fluorescence induction measurements in 1996-1998 indicate a moderate functional state of the reed-beds in Lake Balaton. Outstanding mean values of Rfd (higher than 2) were measured in some northern reed-beds, such as those at Zánka, Keszthely Bay, Balatonkenese, Balatonfüred and the area of Kis-Balaton. In 1996, the Rfd parameters of the reeds at Keszthely Bay and Zánka were measured in several series to be around 3, which indicates the very good physiological state of the reeds. The lowest Rfd values ( $\sim 1$ ) were measured on the northern side, in the reed-beds around Szigliget Bay and Révfülöp.

#### ***Correlation between Rfd values and the rate of CO<sub>2</sub> assimilation of Phragmites leaves***

During our research programme, measurements were also made to justify the correlation between the Rfd values and the CO<sub>2</sub> assimilation rates in the reeds. The light responses of the photosynthetic activities for intact reed leaves were measured to determine the light intensity saturation point and the maximum assimilation rate (A). Samples from various locations gave A values between 0.3 and 21.3  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , i.e. a wide interval. The fluorescence induction measurements revealed that, in parallel with the increase in the Rfd values, the CO<sub>2</sub> assimilation rates also increased (Fig. 3). It is obvious that the maximum assimilation rate correlated with the increase in the Rfd values. To establish the correlation between the maximum CO<sub>2</sub> fixation rate and Rfd, the corresponding rates of CO<sub>2</sub> assimilation were plotted against Rfd (Fig. 4). Below an Rfd value of 1, there was no net activity in photosynthesis. Above this level, however, there was a strong linear correlation between the two variables, characterized by  $R^2=0.85$ , at  $P<0.05$ . These results unambiguously prove that Rfd, the ratio of the chlorophyll fluorescence decrease, furnishes very similar information on the photosynthetic activity of the reeds to that provided by CO<sub>2</sub> fixation. Figure 4 can also be regarded as a calibration curve, from which, in the knowledge of Rfd, the activity of CO<sub>2</sub> assimilation can be determined.

#### **Discussion**

In three consecutive years (1996-1998), measurements were made throughout the entire shore area of Lake Balaton and Kis-Balaton, with the aim of monitoring the functional state of the reed population. The results of the fluorescence induction measurements in 1997 and 1998 revealed a gradual deterioration of the functional state of the reed-beds as compared with the 1996 situation. The mean Rfd value of  $1.55 \pm 0.28$  calculated from over 13 000 slow chlorophyll fluorescence induction measurements in this period, indicates a moderate functional state of the reed-beds in Lake

Balaton. The Rfd results on the southern side varied between 1.58 and 1.44, i.e. no appreciable change in the weaker functional state on the southern side. In contrast, the northern side displayed a significant year-by-year deterioration in functional state: the mean Rfd for this three-year period varied between 1.85 and 1.44. In 1998, the average Rfd values for the northern and southern reeds became similar, in consequence of the gradual deterioration of the reed-stands on the northern side. The linear correlation between the maximum assimilation rate of CO<sub>2</sub> fixation and Rfd suggested that the CO<sub>2</sub> assimilation also decreased by 25-30% in this period. From the individual Rfd data of the settlements, we constructed an overall functional state map of the reed areas of Lake Balaton (Lehoczki and Makrai, 1997; 1998). This could be compared with effects relating to the local quality of the lake water, the various forms of chemical contamination, the eutrophication, the age of the reeds, etc. It would be a great challenge to identify the factors with significant impacts on the local differences from the average functional state. Keszthely Bay has been the object of numerous scientific studies, mainly because this is the entry point of the River Zala and the region of most extensive eutrophication. The functional state of the reeds at Keszthely Bay in 1996 (Rfd=1.97±0.23) was outstandingly good, but two years later it had deteriorated to have one of the weakest functional states (Rfd=1.42±0.29). These and other similar results demonstrate that there are dynamic changes year by year, probably caused by different individual factors, which can affect separate regions. Serious problems may be observed in the Szigliget Bay and Becehegy regions (though not much attention is paid to these areas), where the reeds are in the poorest condition of all those on the entire northern side.

In summary, the application of chlorophyll fluorescence induction to monitor the functional state of reed-beds provides a powerful means of linking photosynthesis with higher levels of plant functioning and is of significant potential for research on the die-back of reeds and for the quantitative determination of the effects of environmental factors before visual symptoms develop. The presented results can be utilised in further research with the aim of establishing the concrete reasons for the die-back of reeds.

**Acknowledgement:** This work was supported by the Balaton Secretariat of the Prime Ministers's Office.

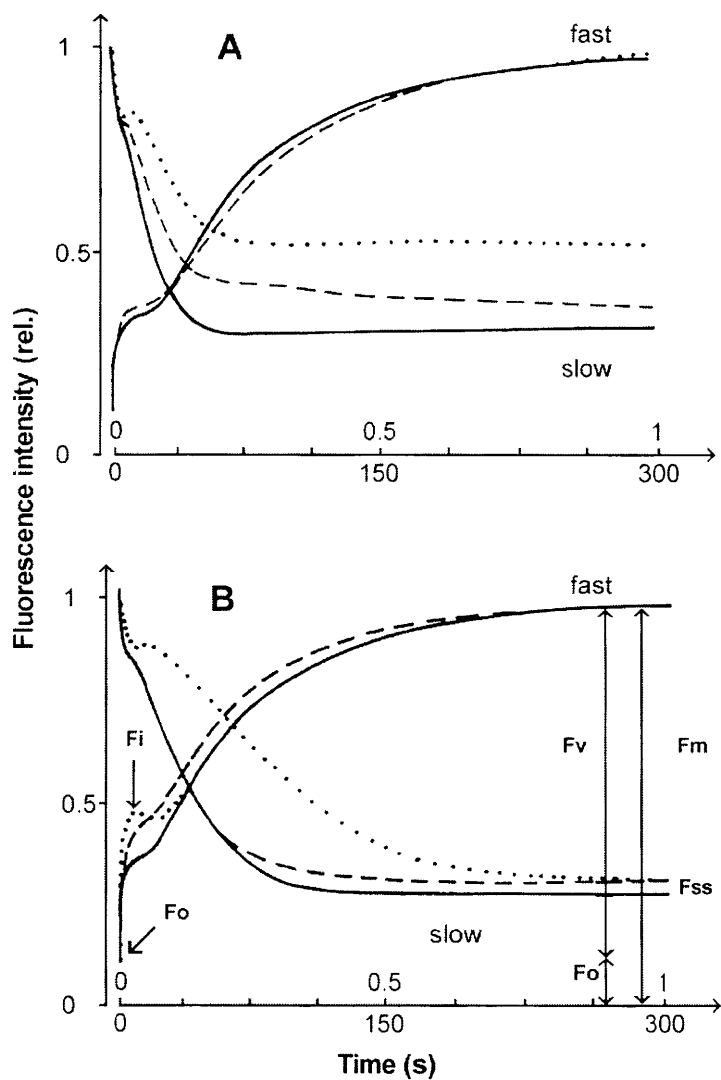


Fig. 1 Examples of fast and slow chlorophyll fluorescence transients of dark-adapted *Phragmites* leaves typical for Lake Balaton (A) and Kis-Balaton (B) with an indication of the fluorescence induction parameters.

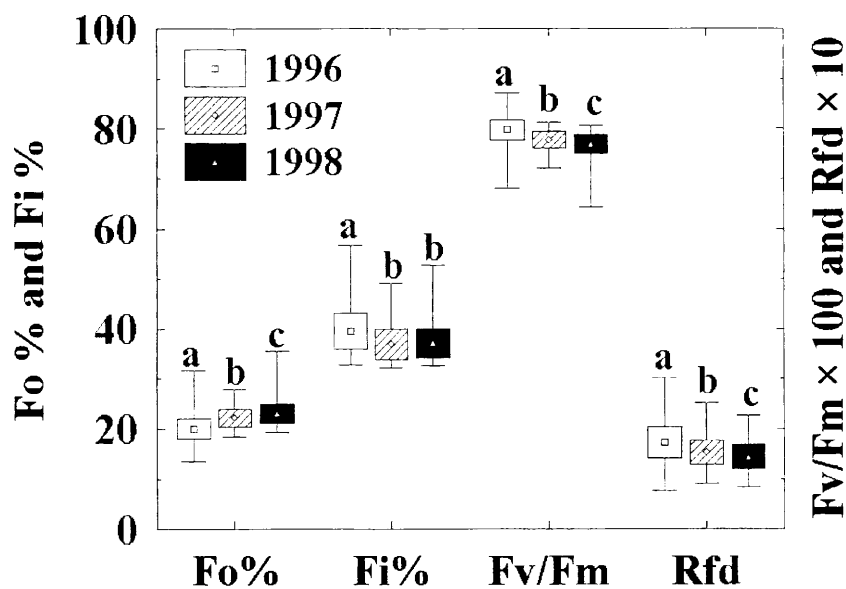


Fig. 2 Average  $\pm$  DE with minimum and maximum values of fast (Fo, Fi, and Fv/Fm) and slow (Rfd) chlorophyll fluorescence induction parameters in 1996, 1997 and 1998 for the overall area of Lake Balaton. Different letters indicate significant differences between the data for the different years at a level  $P < 0.05$ .

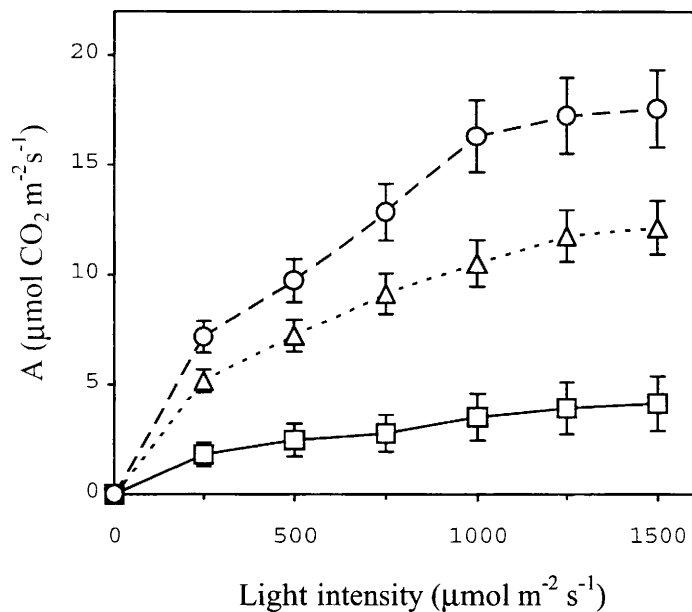


Fig. 3 Light response curves of photosynthesis (assimilation rate,  $A$ ) for intact leaves in 1996 from different settlements adjacent to Lake Balaton, with different values of  $R_{fd}$  (squares,  $R_{fd} = 0.95$ ; triangles,  $R_{fd} = 1.45$ ; circles,  $R_{fd} = 1.9$ ).



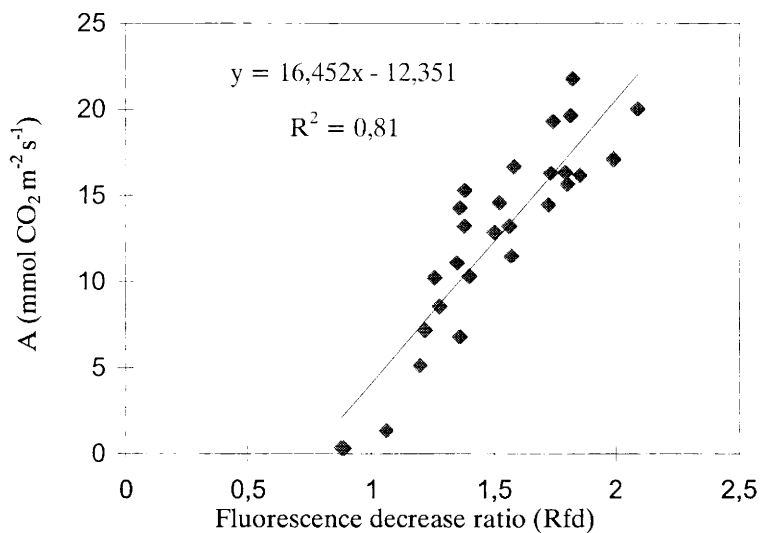


Fig. 4 Relationship between the maximum assimilation rate ( $A$ ) and  $Rfd$  values. Corresponding pairs were measured from the same parts of the reed leaves.

*Table 1 Means $\pm$ SE of fast (Fo, Fi, and Fv/Fm) and slow (Rfd) parameters of chlorophyll fluorescence induction of Phragmites leaves, measured in 1996, 1997 and 1998 along the northern and southern shores of Lake Balaton and in Kis-Balaton (N, number of samples).*

Location	Year	N	Fo %	Fi %	Fv/Fm	Rfd
Northern shore	1996	2218	19.4 $\pm$ 1.8	39.3 $\pm$ 3.2	0.80 $\pm$ 0.02	1.85 $\pm$ 0.30
	1997	2425	22.1 $\pm$ 1.7	36.9 $\pm$ 2.9	0.78 $\pm$ 0.02	1.57 $\pm$ 0.24
	1998	3070	23.3 $\pm$ 2.0	37.4 $\pm$ 3.1	0.77 $\pm$ 0.02	1.44 $\pm$ 0.26
Southern shore	1996	1761	20.8 $\pm$ 1.9	39.5 $\pm$ 3.4	0.79 $\pm$ 0.02	1.58 $\pm$ 0.26
	1997	1600	22.1 $\pm$ 1.4	36.1 $\pm$ 1.9	0.78 $\pm$ 0.01	1.43 $\pm$ 0.18
	1998	1458	22.8 $\pm$ 1.5	36.4 $\pm$ 2.1	0.77 $\pm$ 0.02	1.44 $\pm$ 0.19
Kis-Balaton	1996	128	19.3 $\pm$ 1.6	44.8 $\pm$ 5.5	0.80 $\pm$ 0.02	2.03 $\pm$ 0.39
	1997	192	24.5 $\pm$ 2.0	43.3 $\pm$ 4.1	0.76 $\pm$ 0.02	1.85 $\pm$ 0.28
	1998	70	21.7 $\pm$ 1.1	41.1 $\pm$ 4.2	0.78 $\pm$ 0.01	1.70 $\pm$ 0.35

*Table 2 Factorial ANOVA to test the effects of years and shores on the chlorophyll fluorescence induction parameters of Phragmites leaves*

Character	Source	df	SS	F	P	
Fo %	Year <sup>a</sup>	2	574.900	90.97	< 0.001	***
	Shore <sup>b</sup>	2	17.200	2.71	0.067	
	Year × shore	4	268.700	21.26	< 0.001	***
	Error	1147	3624.400			
Fi %	Year <sup>c</sup>	2	430.800	24.64	< 0.001	***
	Shore <sup>d</sup>	2	918.900	52.56	< 0.001	***
	Year × shore	4	116.600	3.33	0.010	*
	Error	1147	10027.100			
Fv/Fm	Year <sup>a</sup>	2	0.051	75.80	< 0.001	***
	Shore <sup>b</sup>	2	0.001	1.40	0.254	
	Year × shore	4	0.023	17.10	< 0.001	***
	Error	1147	0.383			
Rfd	Year <sup>a</sup>	2	3.701	30.25	< 0.001	***
	Shore <sup>e</sup>	2	7.484	61.19	< 0.001	***
	Year × shore	4	3.262	13.33	< 0.001	***
	Error	1147	70.150			

<sup>a</sup> The data for all the three years differed significantly from each other.

<sup>b</sup> The data for the three shores did not differ significantly from each other.

<sup>c</sup> The data for 1996 differed significantly from those for 1997 and 1998.

<sup>d</sup> The data for Kis-Balaton differed significantly from those for the northern shore and those for the southern shore.

<sup>e</sup> The data for all the three shores differed significantly from each other.

## References

- ARMSTRONG, J., ARMSTRONG, W. AND VAN DER PUTTEN, W. H. (1996): Phragmites die-back. bud and root death blockages within the aeration and vascular systems and the possible role of phytotoxins. *New Phytol.* **133**, 399–414.
- VON CAEMMERER, S. AND FARQUHAR, G. D. (1981): Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange. *Planta* **153**, 376–387.
- CLEVERING, O., A. AND LISSNER, J. (1999): Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis* *Aquat Bot.* **64**, 185–208.
- DEN HARTOG, C., KVÉT, J. AND SUKOPP, H. (1989): Reed. A common species in decline. *Aquat. Bot.* **35**, 1–4.

- ERDEI, L., SZEGLETES, Z., HORVÁTH, F., TARI, I., PÉCSVÁRADI, A. AND DULAI, S. (2001): Differences in photorespiration, glutamine synthetase activity and polyamine between fragmented and closed stands of *Phragmites australis* in Lake Balaton. *Aquat. Bot.* **65**, 165–176.
- HAUBER D., WHITE, D. A., POWERS, S. P., AND DEFRANCESCH, F. R. (1991): Isozyme variation and correspondence with unusual infrared reflectance patterns in *Phragmites australis* (Poaceae). *Plant. Syst. E.* **178**, 1–8.
- HERÓDEK, S. (1986): Phytoplankton changes during eutrophication and P and N metabolism In: *Modelling and Managing Shallow Lake Eutrophication*. Somlyódy, L., Straten, G., (eds): 183–204. Springer-Verlag, Berlin.
- KOVÁCS, M., SZABÓ, SZ., BUSICS, I., KASZAB, L. (1994): A balatoni nádasok területének változása, degradációjuk (in Hungarian). *Magyar Hidrológiai Társaság* 12, O.V. Gy. 1, 250–258. Siófok.
- LICHTENTHALER, H. K., BUSCHMANN, C., RINDERLE, U., SCHMUCK, G. (1986): Application of chlorophyll fluorescence in ecophysiology. *Radiat. Environ. Biophys.* **25**, 297–308.
- LICHTENTHALER, H. K. (1988): In vivo chlorophyll fluorescence as a tool for stress detection in plants. In: *Applications of chlorophyll fluorescence*, H, K. Lichtenthaler, (ed.). Dordrecht. Kluwer 129–142.
- LEHOCZKI, E. AND MAKRAI, L. (1997): A vizenövények funkcionális állapotának meghatározása és a környezeti stresszhatások monitorozása a Balatonon (in Hungarian). MeH Report, Szeged.
- LEHOCZKI, E. AND MAKRAI, L. (1998): vizenövények funkcionális állapotának meghatározása és a környezeti stresszhatások monitorozása a Balatonon (in Hungarian) MeH Report, Szeged.
- OSTENDORP, W. (1989): Die-back of reeds in Europe – A critical review of literature. *Aquat. Bot.* **35**, 5–26.
- VAN DER PUTTEN, W. H. (1997): Die-back of *Phragmites australis* in European wetlands. an overview of the European Research Programme on Reed die-back and Progression (1993-1994). *Aquat. Bot.* **59**, 263–275.
- RENGER, G. AND SCHREIBER, U. (1986): Practical Applications of Fluorometric Methods to Algae and Higher Plant Research. In: Govindjee, Ames, J., Fork, D. J., (eds) *Light Emission by Plants and Bacteria*. Academic Press, New York, pp. 587–619.
- STRASSER, R. J., SCHWARZ, B., BUCHER, J. B. (1987): Simultane Messung der Chlorophyll Fluoreszenz-Kinetik bei verschiedenen Wellenlängen als rasches Verfahren zur Frühdiagnose von Immissionsbelastungen an Waldbäumen: Ozonwirkungen auf Buchen und Pappeln. *Eur. J. Forest Pathol.* **17**, 149–157.

## **Pentose-phosphate pathway as the possible background of resaturation respiration in the desiccation-tolerant lichen *Cladonia convoluta***

**Tuba, Z.<sup>1,2</sup>, Takács, Z.<sup>1</sup>, Juhász, A.<sup>2</sup>, Lichtenthaler, H. K.<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>*Plant Ecology Departmental Research Group of the  
Hungarian Academy of Sciences at the*

<sup>2</sup>*Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Agricultural and  
Environmental Sciences, Szent István University,  
H-2100, Gödöllő, Páter K. u. 1.*

<sup>3</sup>*Botanisches Institut der Universität Karlsruhe, Lehrstuhl II,  
D-76128, Karlsruhe, Germany*

**Abstract.** Respiration rates in the re-wetted desiccated thalli of a desiccation-tolerant lichen *Cladonia convoluta* were measured during rehydration and revival. Treatment with bromoxynil as uncoupler of oxidative phosphorylation showed that the high intensity of resaturation respiration rate is not entirely caused by the uncoupled mitochondrial membrane. Treatments with KCN or absence of O<sub>2</sub> obtained by applying N<sub>2</sub> resulted in the same effect indicating the possible role of the pentose-phosphate shunt in the boosted CO<sub>2</sub> efflux of the rehydrating and reviving desiccated lichen thalli.

**Keywords:** basic respiration, bromoxynil, *Cladonia*, uncoupling, desiccation tolerance, mitochondrion, potassium cyanide, rehydration, wetting burst

### **Introduction**

Desiccation tolerant plants can survive the loss of 80-95% of their cell water, so that the plants appear completely dry and no liquid phase remains in their cells; after a shorter or longer period in the desiccated state, they revive and resume normal metabolism when they are re-moistened (Proctor et al., 2002). In a dehydrated desiccation tolerant plant an intense CO<sub>2</sub>

emission can be observed in the very first minutes after re-wetting, which is considered to be a physical process; i.e. water replaces CO<sub>2</sub> molecules absorbed on the cell walls (Brown et al., 1983). However, this wetting burst is followed for a few hours by a respiration which has been termed resaturation respiration and which has a higher intensity than that of constantly metabolically active lichens (Smith & Molesworth, 1973). This elevated respiration does not serve the replenishment of the ATP pool because the latter is already completed within 5-10 minutes after rewetting (Krochko et al., 1979). Gordy and Hendrix (1982) considered the resaturation respiration of mitochondrial origin because they could eliminate completely the O<sub>2</sub> uptake during this phase with the simultaneous usage of cyanide and salicylhydroxamic acid. The increasing evidence of membrane destruction in desiccated lichens led to the conclusion that resaturation respiration is a result of the uncoupled inner mitochondrial membrane (Farrar & Smith, 1976).

The initially high rehydration respiration rate is also occurring in the higher/flower desiccation-tolerant higher flowering plants, like in the monocot *Xerophyta scabrida* where it lasts up to 30 hours (Tuba et al., 1994). In the lichens and mosses the resaturation respiration lasts only from few minutes up to 5 h (e.g. Smith & Molesworth 1973; Bewley et al. 1978).

In order to reveal the biochemical background of the resaturation respiration, we treated a highly desiccation tolerant cryptogamic species, the lichen *Cladonia convoluta* (see: Tuba et al., 1996) with uncouplers, with potassium cyanide (KCN) and bromoxynil (Kerr and Wain, 1964 and Hock et al., 1995) or we deprived them of oxygen by applying inert N<sub>2</sub> gas. Our aim was to identify the possible cause of the boosted CO<sub>2</sub> efflux during the rehydration of the desiccated *C. convoluta* lichen thallus.

## Materials and Methods

The foliose green algae lichen thallus *Cladonia convoluta* (Lam.) P. Cout. were used in the experiment after being collected from a semi-desert sand grassland (Fekete et al., 1997) near Fülöpháza (Hungary, Great Plain). The samples were cleaned by rinsing in deionized water and placed on wet filter paper. The upper green part of the moss and the separated healthy lobes of lichen thallus were used. Prior to desiccation plants spent 24 hours in a metabolically active state (20 °C, 100% Rh, 200 µM m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup> PhAR for 14 hours). Slow desiccation was carried out on the next day when Rh was lowered to 70%. For rehydration deionized water (control, N<sub>2</sub>-treatment), 10<sup>-3</sup> M KCN, and 10<sup>-3</sup> M bromoxynil (4-hydroxy-3,5 dibromo benzonitrile) were applied. Rehydration was conducted in small Plexiglas chambers (20 °C, 100% Rh, 200 µM m<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup> PhAR). CO<sub>2</sub> gas exchange measurements were carried out according to Tuba et al. (1996) in five

replications with a ADC LCA2 (Hoddesdon, UK) infrared gas analyser in the first 30 minutes after rewetting.

## Results and Discussion

The basic respiration rate of the continuously wet lichen *C. convoluta* was  $2.6 \pm 0.29$ . However, the resaturation respiration rate of the wetted lichen was three times higher (Fig. 1.). The high intensity rehydration ('resaturation') respiration was terminated within 30 minutes and during the remaining 90 min of the experiment the respiration declined to a steady level (data not shown).

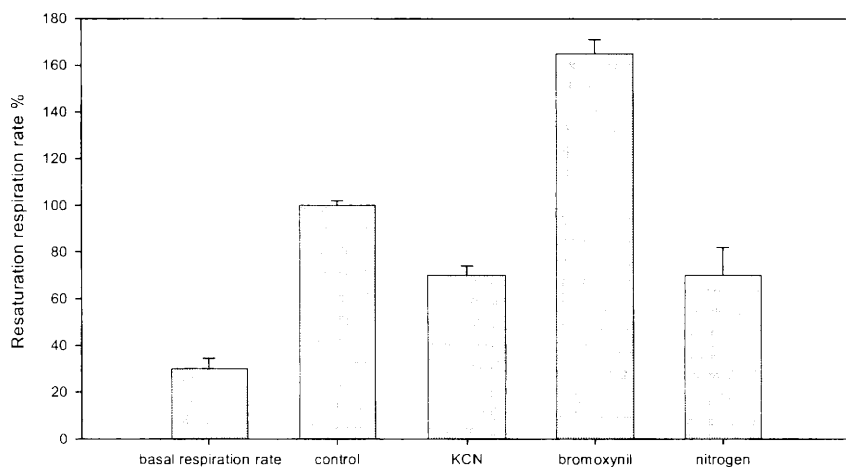
Treatment with bromoxynil, an uncoupler of oxidative phosphorylation, increased this already high  $\text{CO}_2$  emission by 66% indicating that the extraordinarily massive  $\text{CO}_2$  efflux does not come entirely from the mitochondria, which has lost adenylate control due to uncoupled inner membranes. Nitrogen exposure (anaerobic conditions) and KCN treatment resulted in a surprising coincidence. They both decreased  $\text{CO}_2$  emission rate by 30% in the lichen. This fact suggests that there is a component, which is non-sensitive to both cyanide and also oxygen deprivation. The only biochemical process, which can produce a significant amount of  $\text{CO}_2$  in not senescing plant cells under anaerobic conditions, is the pentose-phosphate pathway. This pathway can play an essential part in the restoration of the plant's redox status by producing NADPH (Kranner & Grill, 1994).

This observation also infers that the alternative mitochondrial pathway is not engaged after rehydration of the desiccated tissues, because  $\text{CO}_2$  emission was not decreased more by the lacking of  $\text{O}_2$  than by cyanide, which clogs cytochrome pathway selectively. Due to the Bahr-Bonner model (Lambers, 1982), which considers the alternative oxidative pathway as an overflow, operating the alternative pathway would not make too much sense in desiccation tolerant plants spending its resources for recovery from the desiccated stage.

Based on the above findings we would like to emphasise that the preponderance of resaturation respiration of the desiccated lichen thalli probably originates from the pentose-phosphate pathway.

## Acknowledgements

The support to Zoltán Tuba by a DAAD (Bonn) professorial fellowship and a NATO senior fellowship at Botanical Institute II of the Karlsruhe University is gratefully acknowledged.



**Fig. 1.** Rates of resaturation respiration and basal respiration (as percentage of the control plants) of the rehydrating desiccated lichen *C. convoluta* thalli in the control, and in the KCN ( $10^{-3}$  M), bromoxynil ( $10^{-3}$  M) and  $N_2$  treated lichen ( $n = 5$ , bars represent standard deviations). Note that the rate of resaturation respiration was four times higher than the so-called basal (basic) respiration.

## References

- BEWLEY, J. D., HALMER, P., KROCHKO, J. E., WINNER, W. E. (1978): Metabolism of a drought-tolerant and a drought-sensitive moss. Respiration, ATP synthesis and carbohydrate status. In: Dry biological system, pp. 185–203, Crowe, J. H., Clegg, J. S., eds. Academic Press, New York.
- BROWN, D. H., MACFARLANE, J. D., KERSHAW, K. A. (1983): Physiological environmental interactions in lichens. XVI. A reexamination of resaturation respiration phenomena. *New Phytologist* **93**, 237–246.
- FARRAR, J. F., SMITH, D. C. (1976): Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. III. The importance of the rewetting phase. *New Phytologist* **77**, 115–125.
- FEKETE, G., TUBA, Z. AND MELKÓ, E. (1988): Background processes at the population level during succession in grasslands on sand. *Vegetatio*, **77**, 33–41.
- GORDY, V. R., HENDRIX, D. L. (1982): Respiratory response of the lichens *Ramalina stenospora* Müll. Arg. and *Ramalina complatana* (Sw.) Ach. to azide, cyanide, salicylhydroxamic acid and bisulfite during thallus hydration. *The Bryologist* **85**, 361–374.



- HOCK, B., FEDTKE, C., SCHMIDT, R. R. (1995): Herbizide, Entwicklung, Anwendung, Wirkungen, Nebenwirkungen. Thieme Verlag Stuttgart
- KERR, M. W., WAIN, R. L. (1964): The uncoupling of oxidative phosphorylation in pea shoot mitochondria by 3,5- diiodo-4-hydroxy benzonitrile (ioxynil) and related compounds. *Ann. Appl. Biol.* **54**, 441–446.
- KRANNER, I., GRILL, D. (1994): Rapid changes of the glutathione status and the enzymes involved in the reduction of glutathione-disulfide during the initial stage of wetting of lichens. *Cryptogamic Botany* **4**, 203–206.
- KROCHKO, J.E., WINNER, W.E., BEWLEY, D. (1979): Respiration in relation to adenosine triphosphate content during desiccation and rehydration of a desiccation-tolerant and a desiccation-intolerant moss. *Plant Physiology* **64**, 13–17.
- LAMBERS, H. (1982): Cyanide-resistant respiration: A non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow. *Physiologia Plantarum* **55**, 478–485.
- PROCTOR, C. F., TUBA, Z. (2002): Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities? *Transley review no. 141*, *New Phytologist* **156**, 327–349.
- SMITH, D. C., MOLESWORTH, S. (1973): Lichen physiology. XIII. Effects of rewetting dry lichens. *New Phytologist* **72**, 525–533.
- TOMLIN, C. (ed) (1994): *The Pesticide Manual*, 10<sup>th</sup> edition, British Crop Protection Council, Farnham / U.K. , pp. 121–123.
- TUBA, Z., CSINTALAN, ZS. AND M. C. F. PROCTOR (1996): Photosynthetic responses of a moss, *Tortula ruralis* (Hedw.) Gaertn. et al. ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* (Lam.) P. Cout. and *C. furcata* (Huds.) Schrad. to water deficit and short periods of desiccation, and their eco-physiological significance: a baseline study at present-day CO<sub>2</sub> concentration. *New Phytologist* **133**, 353–361.
- TUBA, Z., LICHTENTHALER, H. K., CSINTALAN, ZS., NAGY, Z. AND SZENTE, K. (1994): Reconstitution of chlorophylls and photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in the desiccated poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* upon rehydration. *Planta* **192**, 414–420.



## **Aluminium toxicity in roots: correlation between root elongation and potassium fluxes in aluminium-sensitive and aluminium-tolerant cereal species**

**Zsoldos, F.<sup>1,3</sup>, Vashegyi, Á.<sup>1</sup>, Pécsváradi, A.<sup>1</sup> and Bóna, L.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Department of Plant Physiology, University of Szeged, P.O.B. 654, H-6701 Szeged, Hungary*

<sup>2</sup>*Cereal Research Non-Profit Co., P.O.B. 391, H-6701 Szeged, Hungary*

<sup>3</sup>*Corresponding author, zsoldos@bio.u-szeged.hu*

**Abstract.** The objective of this study was to examine the effects of aluminium (Al) and phosphate (P)-treatments on the growth and potassium uptake of roots and transport toward the shoots in Al-sensitive and Al-tolerant cereal species. Seedlings were grown hydroponically at pH 4.1 in the presence and absence of Al and P. Al in the growth solution reduced root growth in the order of Al-tolerance (rye>triticale>common wheat>durum wheat). Shoot growth was only moderately influenced at 50 µM Al concentration. PO<sub>4</sub>-P in the growth solution enabled plants to overcome Al toxicity symptoms, however, different species respond differently to P-application. In the short-term (6h) K<sup>+</sup>(<sup>86</sup>Rb) uptake experiments P reduced the toxic effect of Al treatments, which indicates an obvious Al-P interaction at the plant level.

**Keywords:** aluminium, phosphate, phytotoxicity, growth, potassium uptake, durum wheat, common wheat, triticale, rye, pH

### **Introduction**

Al toxicity is the major factor limiting crop productivity on acid soils, which comprise up to 40% of the world's arable soils (Bóna et al. 1995; Foy 1992; von Uexkuell and Mutert 1995). Much of the damage to plant production is due to excess Al, the most common metal in soils. Al in soils

with  $\text{pH} > 5$  mostly forms insoluble oxides and aluminosilicates. At lower pHs there is a release of bioactive forms of Al, particularly  $\text{Al}^{3+}$  and „ $\text{Al}_{13}$ “, which is toxic to plants (Marschner 1995). In this text, we denote Al as Al without implying a specific Al species.

Aluminium toxicity is primarily expressed by drastic inhibition of root growth in Al-sensitive genotypes (Taylor 1988; Bóna et al. 1998). Typically, the main axis of the roots is inhibited, and the root becomes stubby, thickened, brown, brittle and occasionally necrotic (Archambault et al. 1997; Hecht-Buchholz and Foy 1981). The toxic effect of Al on plants is well documented, however, the physiological reasons for inhibition of root elongation by Al is not completely understood so far.

Differential sensitivity of species and genotypes has been extensively studied and several mechanisms of Al tolerance have been suggested including chelation of Al via formation of Al complexes with organic acids, acidic polypeptides and/or proteins (Kochian 1995; Kochian and Jones 1997; Libaga et al. 2004; Lipton et al. 1987; Ma et al. 2001; Miyasaka et al. 1991; Ogawa and Matsumoto 2001). Al-phosphate complexes may also occur on the surface of the roots, furthermore, within cell wall or on the surface of the plasma membrane influencing the Al toxicity of plants (Clarkson 1967; Lüttge and Clarkson 1992; McCormick and Borden 1973; Miyasaka et al. 1991; Naidoo et al. 1978; Wagatsuma et al. 1983).

The objective of our study was to determine the effects of Al stress on the growth and potassium transport of roots of different cereal species with varying phosphate (P)-supplies hoping that our results could be valuable tools for studying the physiological basis of mechanisms of Al tolerance in plants.

## Materials and Methods

### *Plant Materials*

Common wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Jubilejnaja 50), durum wheat (*T. durum* Desf. cv. GK Betadur), triticale (*xTriticosecale* Wittmack cv. GK Marco) and rye (*Secale cereale* L. cv. GK Wibro) provided the experimental material in this study. Earlier tests in acid soil and culture solutions showed that GK Wibro is an Al-tolerant, Jubilejnaja 50 and GK Marco are moderately tolerant type and GK Betadur is a moderately sensitive to Al toxicity (Bóna et al. 1992, 1995; Vashegyi et al. 2002).

Seeds were washed and germinated in Petri dishes in darkness at 25°C, then seedlings were placed on stainless screens over glass beakers. Each beaker contained 300 ml growth solution and 8 seedlings. Seedlings were

grown hydroponically for 7 days in different growth solutions under controlled conditions in growth chamber.

At start of the growth period the low salt culture solutions contained 0.5 mM  $\text{CaSO}_4$ . Phosphorus (as phosphate) was added to the solutions at concentration of 0.1 and 1.0 mM. In growth experiments  $\text{AlCl}_3$  was present at concentrations of 0 (control) and 0.05 mM. The initial pH values of growth solutions were adjusted with 0.1 M HCl or 0.1 M NaOH as needed, and checked and renewed every day to maintain nutrient and Al concentration. Seedlings were illuminated for 16 h at about 65% relative humidity and 25/20°C day/night temperatures. The light intensity at plants level was  $60 \text{ W m}^{-2}$  ( $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

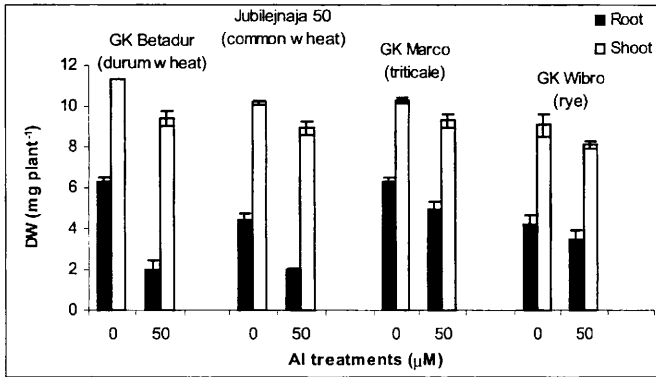
Shoots and roots were harvested separately and plant parts were dried at 70°C to constant weight. Dry weights of all plant were determined upon harvesting. All experiments were performed in triplicate with whole plants, the data given below are averages with SD ( $n=8$ ). A typical series of results from three independent experiments are presented in the figures.

#### *Potassium uptake experiments*

$^{86}\text{Rb}$  was used to monitor the  $\text{K}^+$  transport in plants (Erdei and Zsoldos 1977; Zsoldos et al. 2001). In the  $\text{K}^+ (^{86}\text{Rb})$  influx experiments plants were precultured in 0.5 mM  $\text{CaSO}_4$  solution in the presence or absence of phosphate. After the 7th day plants were transferred to different uptake solutions containing 1 mM  $\text{K} (^{86}\text{Rb})\text{Cl} + 0.5 \text{ mM } \text{CaCl}_2 + \text{AlCl}_3$  and  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  as indicated in figure legends. The pH of the absorption solution was initially adjusted to the appropriate value with 0.1 M HCl or 0.1 M NaOH, and checked again at the end of the absorption period. The  $\text{K}^+ (^{86}\text{Rb})$  influx experiments lasted for 6 hours. Roots and shoots were then separated and radioactivity of  $^{86}\text{Rb}$  in the plant material was measured by scintillation counter as described earlier (Zsoldos et al. 2001).

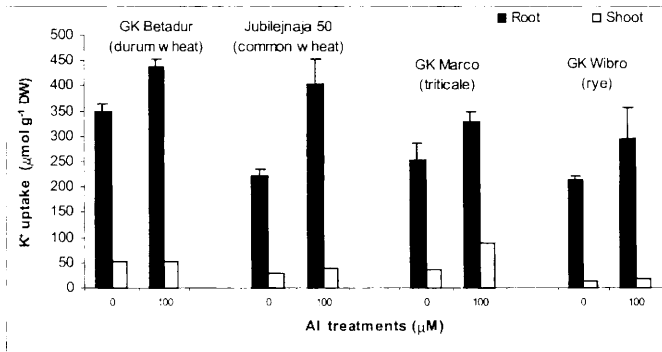
## **Results**

In Figure 1 growth data are presented, showing that 50  $\mu\text{M}$  Al concentration causes a significant decrease in root dry weight in the order of Al-tolerance [rye (17%)>triticale (20%)>common wheat (56%)>durum wheat (63%)]. Shoot growth was only moderately influenced in 7d experiments.



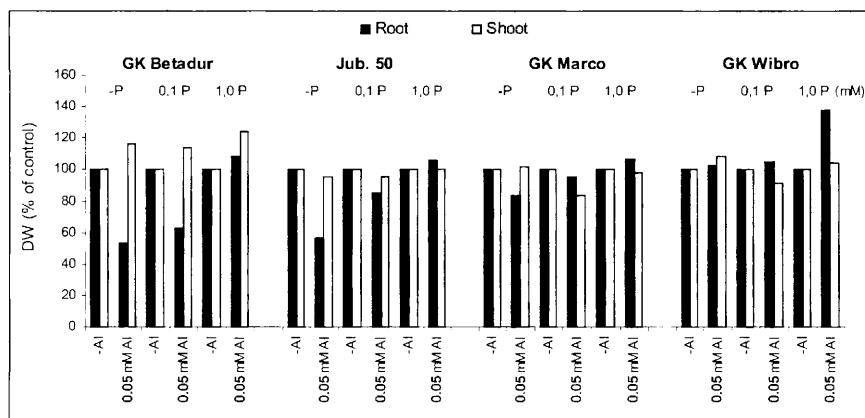
**Figure 1.** Effects of Al treatments on the growth of different cereal seedlings. Plants were grown for 7 days in 0.5 mM  $\text{CaSO}_4$  + 50  $\mu\text{M}$   $\text{AlCl}_3$  solution as indicated on the graph, pH was 4.1. All data show the means  $\pm$  SD ( $n=8$ ).

Figure 2 shows the effect of short-term (6h) Al exposure on  $\text{K}^+$ ( $^{86}\text{Rb}$ ) influx of the roots and transport toward the shoots in different cereal seedlings at pH 4.1. From the data it is visible that Al treatments increased the  $\text{K}^+$ ( $^{86}\text{Rb}$ ) influx in roots in comparison with control plants. It is noteworthy that Al-induced  $\text{K}^+$ ( $^{86}\text{Rb}$ ) transport toward the shoot in rye was more moderate than in the other species.

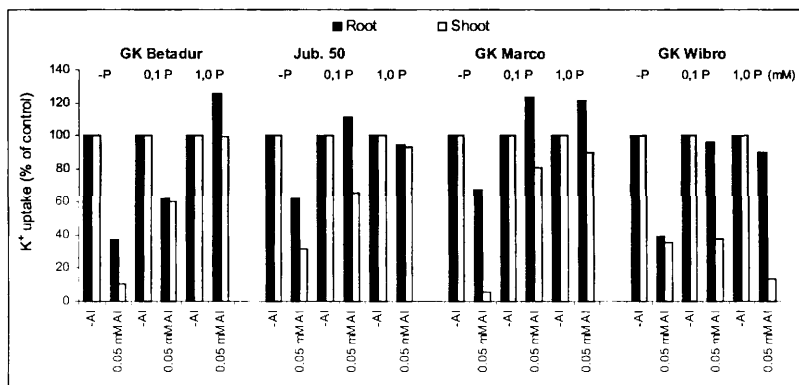


**Figure 2.** Effects of Al treatments on the  $\text{K}^+$ ( $^{86}\text{Rb}$ ) uptake of the roots and translocation toward the shoots of different cereal seedlings. Plants were grown for 7 days in 0.5 mM  $\text{CaSO}_4$  solution at pH 6.5. After the 7<sup>th</sup> day the seedlings were treated for 6h with 1 mM  $\text{K}^+$ ( $^{86}\text{Rb}$ )Cl + 0.5 mM  $\text{CaCl}_2$  +  $\text{AlCl}_3$  solution as indicated on the graph, pH value was 4.1. All data show the means  $\pm$  SD ( $n=8$ ).

The post-effect (3d) of 0.05 mM Al at various (0.1 and 1.0 mM) phosphate (P) supplies on the growth (DW) of different cereal seedlings can be seen in Figure 3. The results clearly indicate that Al treatment in low salt condition (0.5 mM  $\text{CaSO}_4$ ) influence significantly the growth of roots of different cereal species in the absence of P. The presence of 0.1 mM P (low P-roots) in the growth solution, however, cause a significant decrease in the toxic effect of Al and at 1.0 mM P-concentration (high P-roots) and Al-treatments do not show any inhibitory effect on the growth (DW) of cereal seedlings.



**Figure 3.** Effects of Al- and P-treatments on the growth of different cereal seedlings. Plants were grown for 4 days in 0.5 mM  $\text{CaSO}_4$  solution at pH 6.5. After the 4th day the seedlings were treated for 3 days with 0.5 mM  $\text{CaSO}_4$  solution in presence and absence of Al and P as indicated on the graph, pH value was 4.1.



**Figure 4.** Post-effects of Al- and P-treatments on the  $K^+$  ( $^{86}\text{Rb}$ ) uptake of the roots and translocation toward the shoots of different cereal seedlings. Plants were grown for 4 days in 0.5 mM  $\text{CaSO}_4$  solution at pH 6.5. After the 4th day the seedlings were treated for 3 days with 0.5 mM  $\text{CaSO}_4$  solution in presence and absence of Al and P as indicated on the graph, pH value was 4.1. After the Al- and P-pretreatments the seedlings were tested for 6h with 1 mM  $K^+$  ( $^{86}\text{Rb}$ )Cl + 0.5 mM  $\text{CaCl}_2$ , pH value was 6.5.

The effects of Al and P (phosphate) pretreatments on the short-term (6h)  $K^+$  ( $^{86}\text{Rb}$ ) uptake (influx) of roots of different cereal seedlings are presented in Figure 4. The data clearly indicate that the P-treatments significantly influence (decrease) the toxic effect of Al on  $K^+$  ( $^{86}\text{Rb}$ ) transport in seedlings.

## Discussion

Formerly we reported that in short-term (6-24h) experiments the influx of  $K^+$  ( $^{86}\text{Rb}$ ) in roots of wheat was positively correlated with Al concentration of the outer medium (Zsoldos et al. 2000). The mechanism(s) whereby the Al enhances the influx of  $K^+$  ( $^{86}\text{Rb}$ ) is not known.

In our experiments with different cereal seedlings (Fig. 2) no phosphate was used in the growth solution supplied simultaneously with Al, therefore in low salt condition (0.5 mM  $\text{CaSO}_4$ ) precipitation of P-complexes in culture solution or on the surface of roots can be excluded.

Considering the dry weight data and visual observations, Al inhibits root growth in accordance with Al tolerance of cereal species (Fig. 1). Inhibition of root elongation at pH values below 5 is a common feature in many plant species and is caused by various factors such as impairment of  $\text{H}^+$  efflux and related processes (Marschner 1995). In soil-grown plants inhibition of root



elongation at these low pH values is often closely and causally related to high activities of monomeric Al, and thus, Al-toxicity. The positive correlation of P and Al in roots of sorghum was reported earlier (Bergmann 1992; Okki 1987).

In summary, our results indicate that there is an interaction between Al and P (Figs. 3 and 4). In Clarkson's work (1967) the P associated with Al-treated roots was inorganic and almost entirely exchangeable. Increasing P supply in the growth medium (Fig. 3) can precipitate and thus detoxify Al. When plants are growing in a soil where Al and P are both present it is possible to envisage this adsorption precipitation reaction as a continuous process which would effectively reduce the amounts of P and toxic Al available in soil solution for plants.

## Conclusion

Four cereal species were tested in this study. The durum wheat (GK Betadur) proved to be much more sensitive to the stress conditions examined than the common wheat (Jubilejnaja 50) and the triticale (GK Marco). As it was expected rye (GK Wibro) turned out the most tolerant type in our experiments. The results confirmed that in acidic environment phosphate ion cause a significant decrease in the toxic effect of Al.

## Acknowledgements

Financial support of Hungarian Scientific Research Fund (OTKA T 032132 and T 037385) is gratefully acknowledged. Thanks are due to Mrs. Ibolya Szabó for her excellent technical assistance.

## References

- ARCHAMBAULT, D. J., ZHANG, G. AND TAYLOR, G. J. (1997): Special variation in the kinetics of aluminium (Al) uptake in roots of wheat (*Triticum aestivum* L.) exhibiting differential resistance to Al. Evidence for metabolism-dependent exclusion of Al. *J. Plant Physiol.* **151**, 668–674.
- BERGMANN, W. 1992 Nutritional Disorders of Plants. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- BÓNA, L., BALIGAR, V. C. AND WRIGHT, R. J. (1995): Soil acidity effects on agribotanical traits of durum and common wheat. pp. 425–428. In: R. A. Date, N. J. Gurdon, G. E. Rayment and M. E. Probert (eds.), *Plant-Soil Interaction at Low pH: Principles and Management*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- BÓNA, L., F. ZSOLDOS, Á. VASHEGYI, M. MOUSTAKAS AND L. PURNHAUSER. (1998): Root and shoot growth of common and durum wheat seedlings influenced by low pH and aluminium stress. In: *Progr. in Bot. Res., Proc. First Balkan Botanical Congress, Thessaloniki*. (eds. Tsekos, I. and

- Moustakas, M.), pp. 277–280. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- BÓNA, L., R. J. WRIGHT AND V. C. BALIGAR. (1992) Acid soil tolerance of *Triticum aestivum* L. and *Triticum durum* Desf. genotypes. *Cereal. Res. Commun.* **20**, 95–101.
- BÓNA, L., V. C. BALIGAR AND R. J. WRIGHT. (1995): Soil acidity effects on agribotanical traits of durum and common wheat. In: *Plant-Soil Interaction at Low pH: Principles and Management*. (eds. Date, R. A., Gurdon, N. J., Rayment, G. E. and Probert, M. E.), pp. 425–428. Kluwer Acad. Publ.,
- Hecht-Buchholz, C. and Foy, C. D. 1981 Effect of aluminium toxicity on root morphology of barley. *Plant and Soil* **63**, 93–95.
- Kochian, L. V. (1995): Cellular mechanisms Dordrecht, The Netherlands.
- CLARKSON, D. T. (1967): Interactions between aluminium and phosphorus on root surfaces and cell wall materials. *Plant Soil* **27**, 347–356.
- ERDEI, L. AND ZSOLDOS, F. (1977): Potassium absorption by rice at different levels of organization. I. Effects of temperature and calcium on  $K^+$  fluxes and content. *Physiol. Plant.* **41**, 99–104.
- FOY, C. D. (1992): Soil chemical factors limiting plant growth. *Adv. Soil Sci.* 19:97–149. of aluminium toxicity and resistance in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* **46**, 237–260.
- KOCHIAN, L. V. AND JONES, D. L. (1997): Aluminum toxicity and resistance in plants. In: *Research Issues in Aluminum Toxicity*. (eds. Yokel, R. and Golub, M. S.) pp. 69–89. Taylor and Francis Publishers, Washington, D. C.
- LIBAGA, A., SHEN, H., SHIBATA, K., YAMAMOTO, Y., TANAKAMARU, S. AND MATSUMOTO, H. (2004): The role of phosphorus in aluminium-induced citrate and malate exudation from rape (*Brassica napus*). *Physiol. Plant.* **120**, 575–584.
- LIPTON, D. S., BALANCHAR, R. W. AND BLEVINS, D. G. (1987): Citrate, malate and succinate concentration in exudates from P-sufficient and P-stressed *Medicago sativa* L. seedlings. *Plant Physiol.* **85**, 315–317.
- LÜTTGE, U. AND CLARKSON, D. T. (1992): Mineral Nutrition: Aluminium. *Progress in Botany.* **53**, 63–77.
- MA, J. F., RYAN, P. R. AND DELHAIZE, E. (2001): Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Sci.* **6**, 273–278.
- MARSCHNER, H. (1995): Mineral Nutrition of Higher Plants. pp. 605–626. Acad. Press, New York.
- MCCORMICK, L. H. AND BORDEN, F. Y. (1973) The occurrence of aluminium-phosphate precipitate in plant roots. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* **38**, 931–934.
- MIYASAKA, S. C., BUTA, J. G. HOWELL, R. K. AND FOY C. F. (1991): Mechanism of aluminium tolerance in snap beans. Root exudation of citric acid. *Plant Physiol.* **96**, 737–743.
- NAIDOO, G., STEWART, J. M. AND LEWIS, J. R. (1978): Accumulation sites of Al in snap bean and cotton roots. *Agronomy J.* **70**, 489–492.
- OGAWA, H. AND MATSUMOTO, H. (2001): Possible involvement of protein phosphorylation in aluminium responsive malate efflux from wheat root apex. *Plant Physiol.* **126**, 411–420.

- OKKI, K. (1987): Aluminium stress on soybean growth and nutrient relationships. *Plant and Soil* **98**, 195–202.
- TAYLOR, G. J. (1988): The physiology of aluminium toxicity. In: *Metal Ions in Biological Systems*. (eds. Siegel, H. and Siegel, A.) pp. 123–163. Marcel Dekker Inc., New York, NY.
- VASHEGYI, Á., ZSOLDOS, F., PÉCSVÁRADI, A. AND BÓNA, L. (2002): Aluminium/silicon interaction in cereal seedlings. *Acta Biol. Szeged.* **46**, 129–130.
- VON UEXKUELL, H. R. AND MUTERT, E. (1995): Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant Soil* **171**, 1–15.
- WAGATSUMA, T. (1983): Characterization of absorption sites for aluminium in roots. *Soil. Sci. Plant Nutr.* **29**, 499–515.
- ZSOLDOS, F., VASHEGYI, Á., BÓNA, L., PÉCSVÁRADI, A. AND SZEGLETES, ZS. (2000): Growth of and potassium transport in winter wheat and durum wheat as affected by various aluminum exposure times. *J. Plant Nutr.* **23**, 913–926.
- ZSOLDOS, F., VASHEGYI, Á., PÉCSVÁRADI, A. AND BÓNA, L. (2001): Growth and potassium transport in common and durum wheat as affected by aluminium and nitrite stress. *J. Plant Nutr.* **24**, 345–356.



## ***Hypnum cupressiforme* HEDW. mohafaj mikrogombáinak lehetséges allergén hatásai**

**Varga János<sup>1</sup> és Naár Zoltán<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Eszterházy Károly Főiskola, Természettudományi Kar, Állattani  
Tanszék; <sup>2</sup> Eszterházy Károly Főiskola, Természettudományi Kar,  
Növénytani Tanszék

### **Összefoglalás**

A *Hypnum cupressiforme* mohafajból 33 tenyészetet nyertünk, melyeket a következő nyolc nemzetséghez tartozóként azonosítottunk: *Absida*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Isaria*, *Penicillium*, *Trichoderma*. Ezek közül többről ismert, hogy súlyos allergiás reakciókat válthatnak ki.

### **Bevezetés, célkitűzés**

A mikroszkopikus gombák a legváltozatosabb helyeken találhatók meg. Szabadban előforduló spóráik legtöbbjét a növényeken fejlődő penészgombák adják. Jelenlétük a gazdanövény életfeltételeitől, adott esetben a korhadó növényi részek mennyiségétől függ. A talajban és virágos növényeken fejlődő mikroszkopikus gombák mellett a mohapárnák mikroflórája is igen gazdagnak tekinthető. A mohákban előforduló mikroszkopikus gombákra vonatkozó ismereteink hiányosak. A mohák mikroflórájára vonatkozóan a hazai és nemzetközi kutatások általánosságban szolgáltatnak adatokat, de egy-egy konkrét mohafaj mikroszkopikus gombaflórájára vonatkozóan nem.

Számos gomba – jelenlegi ismereteink szerint több mint háromszáz faj – él lombos- és májmohákon, közülük egyesek kizárólag csak mohákon fordulnak elő (Döbbele, 1997). A mohákban élő gombák nagyobb részben parazitái a moháknak (*biotróf*- és *nekrotróf* paraziták), de a közönségesebb talajgombák is nagy számban élnek mohapárnákban.

A mohákban előforduló gombák jelentősége több vonatkozásban is elemezhető. Egyrészt potenciális táplálékforrást biztosítanak a mohák állat-együttesei számára, amelyek egyben terjesztői is lehetnek a mohák

mikroszkopikus gombáinak (Bakonyi, 1983; Bakonyi és mtsai., 1995.; Walsh és Bolger, 1993.; Varga, Naár, 2002.; Varga, Naár és Dobolyi, 2001.; 2003.). Másrészt a talajéletben betöltött funkciójukhoz hasonlóan fontos szerepet töltenek be a mohákban, mint a szervesanyag-lebontók (Davis, 1981). Ismeretes az is, hogy a mikroszkopikus gomba genusok allergén hatással bírnak. A mohákban előforduló gombákat ebben a vonatkozásban csak kevesen elemezték.

### Anyag és módszer

A vizsgálandó *Hypnum cupressiforme* mohafajt Szarvaskő területéről gyűjtöttük be. A mohafaj gombaflórájának izolálását több lépésben hajtottuk végre. Az első szakaszban a moha felső, középső és alsó részéből mértünk le 0,5–0,5 g mintákat. A mohapárna friss és száraz (és korhadó), részeinek elkülönítése azért volt szükséges, mert az eltérő fragmentek penészgomba mikroflórája eltérő lehet. Mind a három mintát 100–100 ml Tween-es vízben külön-külön mostuk le, majd az összegyűlt anyagból 0,5, 0,2 és 0,1 ml mennyiségű mintát Martin és Czapek–Dox-táptalajra vittük fel. A két táptalajt eltérő jelzéssel láttuk el (Martin-táptalaj jelzése = M, a Czapek–Dox-táptalaj jelzése = D) és összesen 18 oltványon tenyésztettük ki a vizsgált mohafaj gombaflóráját.

A második menetben – két hét elteltével – a kifejlődő különböző gombatelepeket külön-külön Petri-csészébe oltottuk át, burgonyás táptalajra, amelyet – az átoltást megelőzően – a bakteriális fertőzés elkerülése érdekében chloramphenikol antibiotikummal kezeltünk. A már egy gombafajt tartalmazó tenyészeteket ferdeagaros kémcsövekbe oltottuk át, majd hűtőszekrényben tároltuk a további feldolgozásig. Az egyes gombagenusokat (és fajokat) a végső fázisban azonosítottuk be. A határozás mikroszkópos áttekintés alapján történt.

A mikroszkopikus gombák lehetséges allergén hatásait a gombatenyésztők között ismerték fel elsőként.

### Vizsgálati eredmények kiértékelése

A *Hypnum cupressiforme* mohafajból összesen nyolc nemzetség 33 telepéből izoláltunk gombákat. A szélesztést követően kialakult gombatelepek számát az 1. táblázaton tekinthetjük át.

Az izolált gombagenusok a következők voltak: *Absida*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Isaria*, *Penicillium*, *Trichoderma*.

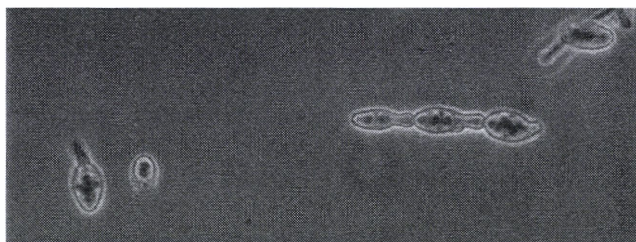
### Az izolált fajok lehetséges allergén hatásai

Közel százezer gombafajt ismerünk, s közülük több ezer képes spóráit a levegőbe juttatni. A gombaspórák a levegő legnagyobb számú és

legváltozatosabb élő alkotóelemei közé tartoznak. A levegő spóraszámának vonatkozásában földrajzi helyenként és szezonálisan is eltérések mutathatók ki. A gombaspórák levegőbe jutását a hőmérséklet és a páratartalom is befolyásolhatja. A hideg hónapokban a levegőben a gombaspóraszám köbméterenként csupán néhány száz, de a meleg nyári hónapokban akár 50 ezer fölé is emelkedhet. A levegő gombaspóra-összetétele éves relációban folyamatosan változik, de az egyes gombaspórák megjelenése többé-kevésbé ciklikusan ismétlődő.

A légúti allergének között a penészgombák spórái – mint inhalatív allergének – igen nagy jelentőséggel bírnak. Ma már széles körben ismert, hogy a gombaspórák belégzése számos allergiás kórformát képes kiváltani. Belégzésüket követően *allergiás rhynitis*, *asthma bronchiale*, *allergiás bronchopulmonális aspergillosis* és *extrinsic allergiás alveolitis*, *allergiás conjunctivitis* alakulhat ki. Az utóbbi évek vizsgálatai derítették arra fényt, hogy nemcsak a gombaspórák, hanem a penészgombák által termelt kis molekulású toxikus anyagok, a *mikotoxinok* belégzése is allergiás kórfolyamatok kiváltói lehetnek.

A továbbiakban az általunk elemzett mohafajban kimutatható mikroszkopikus penészgombák allergén hatásait tekintjük át.

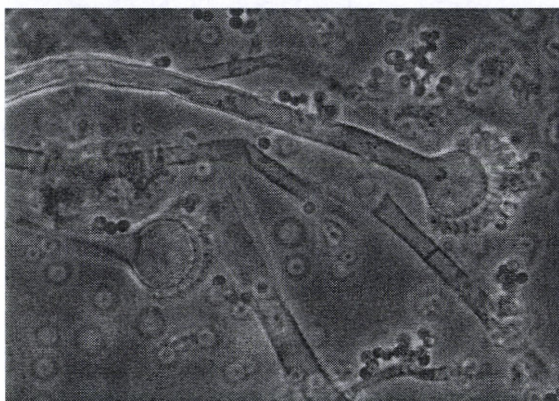


1. kép: *Alternaria alternata* többsejtű konídiumai

Az *Alternaria alternata* (1. kép) a levegő gombaspóra-tartalmából átlagosan 1–3%-ban részesedik. *A. alternaria* a nyári időszak egyik legjelentősebb allergén penészgombája, különösen augusztus hónapban növekszik meg a levegőben spóraszám. Köbméterenként 500-nál magasabb *Alternaria* spóraszám már súlyos asztmás rohamokat eredményez. Az olyan napok száma, amikor a levegő spóraszámát ezt az értéket meghaladja, évente 5–10. Az *alternaria*-érzékenység főként gyermekkorban jelentkezik, a poratka és a fűpollen után az allergiás panaszok egyik gyakori kiváltója lehet.

Az *Aspergillus* nemzetségből 17 fajt izoláltak már emberi szövetekből, és igazolták pathogenitásukat. Az *Aspergillus* spórák belégzése utáni kórfolyamatok igen összetettek és változók. Közülük némelyek *mikotoxinokat*

termelnek, melyek az emberben és az egyes állatokban *mikotoxózist* idéznek elő<sup>1</sup>. Egyes *Aspergillus*spórák (és konídiumok) légúti allergén megbetegedéseket, allergiás reakciókat válthatnak ki. Az *A. fumigatus*, az *A. niger*, az *A. flavus* és az *A. clavatus* *inhalatív allergéneknek* tekinthetők. A felsoroltak közül az *A. fumigatus* által is okozott asztma, az allergiás *bronchopulmonalis aspergillózis* és az *alveolitis* a legismertebb allergiás folyamatoknak tekinthetők. Az *Aspergillus* genus fajai az *allergiás rhinitis* kialakulásában is szerepet játszhatnak (Praxis, 1998. január).

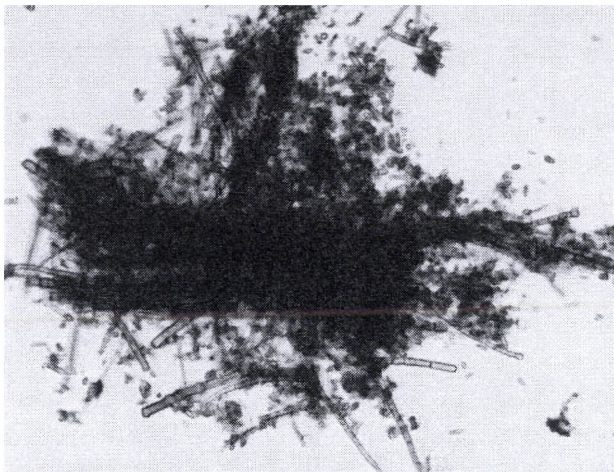


2. kép: *Aspergillus* sp. konídiumtartója

---

<sup>1</sup> Mikózis: a kórokozó mikrogombák által okozott betegség. Mikotoxikózis: a gombák által a környezetbe kiválasztott mérgező anyagok által okozott betegség.





3. kép: *A Cladosporium herbarum* micéliuma és konídiumai

*Cladosporium* genus képviselői az egész éves gombaspóraminták 40–60%-át teszik ki a levegőben. Allergiát váltanak ki a légutakban, és feltételezhető, hogy szerepük van a szénanáthás panaszok fűpollenszezon utáni súlyosbodásában is.

A különböző *Fusarium* fajok által termelt *trichotecének* károsítják az *alveoláris makrofágokat*.

*Isaria* genusba tartozó fajok spórái, e gombák ritka előfordulása ellenére meglehetősen gyakoriak a légkörben, de lehetséges allergén hatásaikra vonatkozóan nincsenek ismereteink (Sneller and Robby, 1979).

*Penicillium* fajok termelte *patulin* és *penicillinsav* a *Fusarium* fajokhoz hasonlóan az *alveoláris makrofágokat* károsítja.

A *Trichoderma* genus fajai nem okoznak allergiás megbetegedéseket, melyre vonatkozóan a mikrogombák allergén eredetű megbetegedéseit feltáró vizsgálatok az elemzett – potenciálisan veszélyeztetett – emberek véréből *Trichodermára* specifikus ellenanyagokat nem mutattak ki (Lumdsen, Walter, 1995).

## Összegzés

A *Hypnum cupressiforme* mohafajról 8 nemzetségből sikerült penészgombafajokat izolálni.

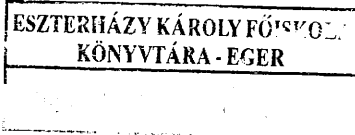
Az ez irányú kutatásokból és az irodalmi hivatkozásokból kitűnik, hogy *Trichoderma* genus fajai nem *allergén* hatásúak.

Az *Absida* és az *Isaria* genus allergén hatásait még nem vizsgálták részletesen (erre vonatkozóan adatok nem állnak rendelkezésre).

A további izolált öt genus, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Penicillium* viszont előidézhethet allergiás tüneteket.

### Irodalomjegyzék

- BÁNHEGYI-TÓTH-UBRIZSI-VÖRÖS (1985): Magyarország mikroszkopikus gombáinak határozókönyve. Akadémiai Kiadó.
- BAKONYI, G. (1989): Effects of *Folsomia candida* (Collembola) on microbial biomass in a grassland soil. Biol. Fertil Soils 138–141.
- BAKONYI, G.–DOBOLYI, CS.–LE BICH THUY (1995): 15N uptake by Collembolans from bacterial and fungal food sources. Acta Zool. Fennica 196, 136–138.
- DAVIS, R. C. (1981): Structure and function of two terrestrial moss communities. Ecol. Monographs 51 (2), 125–143.
- DÖBBELER, P. (1997) Biodiversity of bryophilous ascomycetes. Biodiversity and Conservation 6, 721–738.
- FASSATIOVÁ, O. (1984): Penészek és fonalgombák az alkalmazott mikrobiológiában. Mezőgazdasági Kiadó.
- LUMSDEN, R. D.–WALTER, J. F. (1995): Development of the biocontrol fungus *Gliocladium virens*: risk assessment and apporoval for horticular use. In: H. M. T. Hokkanen and J. M. Lynch (eds): Biological control: benefits and risks. Cambridge University Press, Cambridge, U. K. pp. 263–269.
- PINTÉR, SZ. (2001): Hypnum cupressiformeről izolált gombák és azok légúti allergén hatásai. Kézirat. EKF.
- SNELLER, M. R. AND ROBBY, R. R. (1979): Incidence of fungal at the homes of allergic patients in an agricultural community. I. A. 12-month study in and out of doors. Annals of Allergy, Volume 43, Number 4. 1–5.
- VARGA, J.–NAÁR, Z.–DOBOLYI, CS. (2001): The composition of intestine content of *Orchesella cincta* (Linné) (Insecta: Collembola). *Opusc. Zool.* Budapest. 34.
- VARGA J.–NAÁR Z. (2002): A collembolák mint lehetséges terjesztői a mohákban élő gombáknak. Folia Historico Naturalia Musei Matraensis. 26. 121–125.
- VARGA, J.–NAÁR, Z.–DOBOLYI, CS. (2003): A *Tomacerus longicornis* (Linné) Collembola faj táplálékösszetétele. Acad. Paed. Agriensis, Sectio Biologica 28, 189–204.
- VARGA, J.–NAÁR, Z.–DOBOLYI, CS. (2002): Selective feeding of collembolan species *Tomocerus longicornis* (Müll.) and *Orchesella cincta* (L.) on moss inhabiting fungi. *Pedobiologia* 46, 526–538.
- WALSCH, M. I., AND BOLGER, T. (1990): Effects of diet on the growth and reproduction of some Collembola in laboratory cultures. *Pedobiologia* 34, 161–171.





## Tartalom

S. Wolcsánszky Erzsébet és Simon Tibor: Suba Jánost köszöntjük .....	5
Takács Béla: János bácsi 75 éves .....	9
Fekete Gábor: Cönológia és növényföldrajz .....	13
Kis Gabriella és Molnár Katalin: Adatok a Mátra hegység moha- és zuzmóflórájához (Data to the bryophyte and lichen flora of the Mátra Mts.) .....	25
Marschall Zoltán: Az <i>Iris aphylla</i> subsp. <i>hungarica</i> (W. et K.) Hegi újabb előfordulása a Zempléni-hegységben .....	39
Orbán Sándor és Sass-Gyarmati Andrea: Új adatok az Upponyi-hegység mohaflórájához .....	43
Pócs, T.: New or little known epiphyllous liverworts, XI. <i>Otolejeunea subana</i> sp. nov. from Madagascar. ....	49
Schmotzer András: A szilvásvárad Aszaló növényzete .....	59
Vojtkó András: Az Aggteleki-karszt növényföldrajzi jellegzetességei .....	73
Mustárdy, L.: Tree-dimensional Organization of Thylakoid System in Granal Chloroplasts and its Functional Role .....	99
Marschall, M. and Proctor M. C. F.: Aspects of stress tolerance in bryophytes .....	113
Dulai, S., Csizi, K., Sass-Gyarmati, A., Orbán, S. and Molnár, I.: Combined effects of Thylakoid Energisation Level and Water Deficit on Thermal Stability of Photosystem II in a Dessication Tolerant Moss .....	127
Makrai, L., Dulai, S., Polyánka, H., Ertli, T. and Lehoczki, E.: Monitoring of the Functional State of Beds of Common Reed ( <i>Phragmites australis</i> ) in Shallow Lake Balaton (Hungary) by Means of Chlorophyll Fluorescence Studies .....	139
Tuba, Z., Takács, Z., Juhász, A. and Lichtenthaler, H. K.: Pentose-phosphate pathway as the possible background of resaturation respiration in the desiccation-tolerant lichen <i>Cladonia convoluta</i> .....	153
Zsoldos, F., Vashegyi, Á., Pécsváradi, A. and Bóna, L.: Aluminium toxicity in roots: correlation between root elongation and potassium fluxes in aluminium-sensitive and aluminium-tolerant cereal species .....	159
Varga János és Naár Zoltán: <i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw. mohafaj mikrogombáinak lehetséges allergén hatásai .....	169